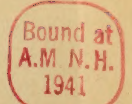


FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

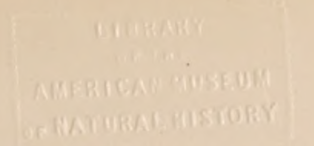
LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY



REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

59.06 (494) G-2

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

TOME 47

Avec 1 planche

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—

1940

41-100180-July 17

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 47

Fascicule 1. Février 1940.

Fascicule 2. Mai 1940.

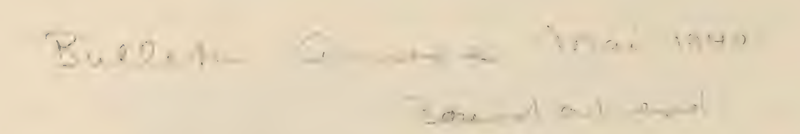
Fascicule 3. Août 1940.

Fascicule 4. Décembre 1940.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 47, nº 1. — Février 1940.

Travaux du Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée
Université de Lausanne
Directeur : Prof. Robert Matthey

Etude de *Salmincola mattheyi n. sp.*

Copépode parasite de l'Omble-Chevalier (*Salmo salvelinus* L.)

par

Olivier DEDIE

Avec la planche 1 et 54 figures dans le texte.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

Au début de l'année 1938, un pêcheur de Rolle me montrait des Ombles-Chevaliers qu'il avait pêchés, et sur le corps desquels étaient fixés des Copépodes parasites qu'un examen sommaire nous permit de rapporter au genre *Salmincola* et probablement à

l'espèce *S. heintzi* Neresheimer, détermination que nous devions reviser par la suite.

L'intérêt que présente le mode de vie des Copépodes parasites est si grand que le Professeur R. Matthey me proposa d'entreprendre l'étude complète, systématique, morphologique et biologique de cet animal, dont la présence dans le Léman n'avait jamais été signalée.

Dès le début de notre entreprise, des difficultés techniques se présentèrent et ce n'est qu'après plusieurs mois d'efforts et de persévérance que nous avons commencé à obtenir des résultats positifs. Je dois donc toute ma gratitude à mon maître, le Professeur R. Matthey, pour les directives qu'il m'a données au cours de ce travail; je lui sais gré de ses encouragements et de son optimisme dans les moments où la nature semblait se refuser à nous livrer son secret. Je remercie les Drs J. de Beaumont, Chef de Travaux et P. Murisier, Conservateur du Musée de Zoologie, pour l'intérêt et les suggestions qu'ils m'ont prodigués. Ma reconnaissance va aussi à M. F. Porchet, Chef du Département de l'Agriculture du Canton de Vaud, grâce à qui j'ai obtenu l'autorisation spéciale de pêcher des Poissons de toutes dimensions, ainsi qu'à M. H. Yersin, Préfet de Rolle, qui m'a facilité la tâche par son obligeance compréhensive. Enfin, je remercie mes collaborateurs immédiats les pêcheurs de Rolle et en particulier M. J. Beck, qui m'ont toujours procuré avec une bonne grâce parfaite le matériel que je désirais.

INTRODUCTION SYSTÉMATIQUE ET HISTORIQUE

Les *Salmincola* sont des Copépodes appartenant à la famille des *Lernaeopodidae*, parasites ectodermiques de Poissons. Le dimorphisme sexuel est chez eux très marqué. Les femelles mûres sont fixées et montrent une organisation anatomique passablement dégradée; les mâles, moins spécialisés, sont capables de se déplacer à la surface de leur hôte; les larves, extrêmement agiles, assurent la propagation de l'infection. La classification systématique des différents groupes est basée principalement sur les caractères morphologiques des femelles qui, plus fréquentes et plus grandes

que les mâles, sont mieux connues que ces derniers. Voici comment on caractérise généralement les *Lernaeopodidae:*

Le corps de la femelle adulte est divisé plus ou moins nettement en deux par un sillon séparant la tête du tronc. La tête comprend le céphalon plus une partie du thorax; le tronc est formé du reste du thorax, du segment génital et du postabdomen. Le tronc est imparfaitement segmenté, peu allongé et en forme de sac.

Les jeunes stades copépodites montrent une segmentation troncale apparente, mais qui disparaît graduellement avec la maturité dans les genres *Clavella*, *Basanistes* et *Salmincola*, alors qu'elle persiste, à la partie antérieure du tronc seulement, chez les *Lernaeopoda.* L'abdomen des *Achtheres* et *Naobranchia* est toujours bien différencié, tandis que sa partie basale subsisterait seule chez les *Salmincola* et *Clavella.*

Les appendices, à part les Mx_2 et les Mxp sont peu développés.

Les antennules (A_1) sont petites, filiformes et formées de peu d'articles; dans le genre *Salmincola* elles comptent trois articles peu différenciés.

Les antennes de la deuxième paire (A_2) sont courtes et bifides.

Les mandibules (Md) sont disposées à la commissure des deux lèvres formant le siphon buccal; elles sont dentées sur leur bord interne.

Les premières maxilles (Mx_1) sont de taille très réduite, et celles des *Salmincola* portent trois épines.

Les deuxièmes maxilles (Mx_2) sont les appendices les plus développées; elles sont insérées latéralement; distalement, elles convergent vers la face ventrale et se soudent l'une à l'autre sur un bouton de fixation impair, en forme de champignon.

Les maxillipèdes (Mxp) sont bien développés, biarticulés et terminés par une griffe.

A l'extrémité postérieure du tronc sont suspendus deux sacs ovigères allongés et contenant de petits œufs disposés sur plusieurs rangées.

Les mâles des *Lernaeopodidae* sont en général mal connus; ils se distinguent des femelles par une taille plus faible et par le fait que, leur développement s'arrêtant de bonne heure, ils conservent une ressemblance assez grande avec la forme larvaire dont ils dérivent; l'absence d'appareil de fixation impair chez l'adulte est caractéristique.

Dans la plupart des genres, la larve passe par les stades *Nauplius* et *Métanauplius* à l'intérieur de l'œuf, et l'éclosion a lieu au premier stade copépodite. Cette larve copépodite nageuse se fixe sur son hôte; chez la femelle, les stades suivants, copépodites fixés et adultes sont parasites.

En ce qui concerne le *Salmincola*, sujet de ce travail, nous avons vu que les tables d'ouvrages classiques, tels la « Süsswasserfauna » de Brauer ou la « Tierwelt Mittel-Europa's » de Brohmer, nous conduisirent à l'espèce *S. heintzi*.



Fig. 1.
Bouton de fixation chez l'animal vivant.
Microphoto × 25.

Pour plus de certitude, nous avons consulté la description originale du *Salmincola heintzi* mise à notre disposition par son auteur M. le Prof. E. Neresheimer. Nous avons alors constaté les différences suivantes entre le *S. heintzi* et notre *Salmincola* sp.:

Au point de vue morphologique, les sacs ovigères de *S. heintzi*, longs de 4 mm., contiennent huit rangées d'œufs, visibles sur des coupes transversales. Le sac entier, vu de profil, montre quatre files distinctes. Ces chiffres huit et quatre deviennent six et trois dans notre espèce où la longueur du sac varie de 2,5 à 6,5 mm. Le bouton de fixation de *S. heintzi* a un diamètre maximum de 0,75 mm.; sa forme est celle d'un entonnoir; une échancrure dans le disque de fixation concave le fait ressembler à un *Stentor*; à l'extrémité distale des appendices de fixation, les canaux des deux bras se réunissent en un unique canal axial qui pénètre dans le bouton. Voici, par contre, comment se présentent ces caractères chez notre *Salmincola :*

le diamètre du bouton fixateur varie chez l'animal conservé de 0,8 à 0,9 mm. et chez l'animal vivant de 1,0 à 1,2 mm.; sa forme est celle d'un champignon à symétrie axiale parfaite, la partie distale du disque étant convexe chez l'animal vivant et légèrement concave après conservation (fig. 1 et 3); les canaux des deux bras se prolongent dans le bouton de fixation par deux cavités qu'une cloison sépare complètement (fig. 1 et 2).

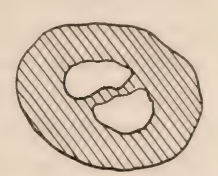


Fig. 2.
Coupe schématique à travers le pédoncule de fixation. Remarquer le double canal intérieur. × 45.

Au point de vue biologique, les uniques exemplaires connus de *S. heintzi* ont été trouvé au nombre de six, sur les branchies d'un Omble pêché dans le lac de Starnberg en Bavière, alors que j'ai observé des centaines de *Salmincola* lémaniques fixés sans une seule exception sur la peau et les nageoires de leur hôte.

Neresheimer ne décrit pas les appendices céphaliques de son espèce dont, malheureusement, les six uniques exemplaires (type et cotypes) ont disparu, comme nous l'avons appris de Neresheimer lui-même et du Dr Veuschmann, Directeur de la Bayerische Biologische Versuchsanstalt de Münich, savants que je tiens à remercier ici pour les renseignements qu'ils nous ont fournis. Cette perte du type de *S. heintzi* est regrettable, car nous aurions désiré le comparer avec nos spécimens. Cependant les différences morphologiques que nous avons mentionnées et le fait surtout que notre *Salmincola* est un parasite de la peau de *Salmo salvelinus*, nous ont amené à le considérer comme représentant une espèce nouvelle. Il est en effet très frappant de constater que, contrairement à tous les *Salmincola* connus — branchicoles sans exception —, l'espèce qui nous occupe est cuticole. Qu'il me soit permis de dédier à mon maître cette espèce nouvelle à laquelle je donnerai le nom de *Salmincola mattheyi* n. sp.

Le lecteur trouvera dans le travail classique de Wilson (1915) un excellent historique des recherches systématiques anciennes sur les *Lernaeopodidae*. Je rappellerai ici que cette famille fut créée par Milne Edwards en 1840, mais que son acception moderne n'est plus tout à fait celle que lui donnait cet auteur.

Parmi les *Lernaeopodidae*, le genre *Salmincola*, dont j'ai donné plus haut la diagnose, a été défini par Wilson en 1915; dans ce genre, Wilson lui-même a réuni 20 espèces américaines, certaines

d'entre elles se retrouvant en Europe. Une revision récente des Copépodes parasites a été publiée par E. WAGLER (1937) pour qui l'Europe centrale compte deux espèces de *Salmincola* seulement: *S. salmonea* L. et *S. heintzi* Neresheimer. Je me suis alors demandé si ces Crustacés avaient été signalés dans notre pays. F.-A. FOREL (1901), dans sa classique monographie du Léman, ne mentionne pas un seul Lernéopodide, alors que V. FATIO (1890), auteur de la « Faune des Vertébrés de la Suisse », cite sous le nom de *Lernaeopoda salmonea* (Major), un ectoparasite de l'Omble-Chevalier, dont il ne précise malheureusement pas la localisation sur son hôte; il semble probable que FATIO ait eu en vue l'espèce décrite par LINNÉ sous le nom de *Lernaeopoda salmonea* L., et que WILSON a fait rentrer dans son genre *Salmincola.* Comme on le sait, il s'agit d'un parasite branchicole du Saumon et de l'Omble.

Chose curieuse, THIÉBAUD (1915), à qui nous devons une étude d'ensemble des Copépodes de la Faune suisse, ne paraît pas avoir remarqué la brève note de FATIO puisqu'il ne signale, dans notre pays, que deux *Lernaeopodidae: Basanistes coregoni* Neresheimer et *Achtheres coregoni* Baumann. Cette dernière espèce, décrite deux ans auparavant d'après des exemplaires provenant des lacs de Zoug et de Zürich, n'est d'ailleurs pas citée par WAGLER dans sa revision générale de la « Tierwelt Mitteleuropas » à laquelle j'ai fait tout à l'heure allusion. Plus anciennement, E. NERESHEIMER 1909 ne connaissait, lui aussi, que les deux *Lernaeopoda (= Salmincola)* mentionnés par WAGLER.

On pourrait alors supposer que l'espèce qui nous occupe ne s'est répandue que récemment dans notre pays, puisque les auteurs ne l'ont jamais observée. Qu'il n'en soit pas ainsi résulte du fait que dans les collections du Musée d'Histoire naturelle de Genève, il existe plusieurs exemplaires typiques de *S. mattheyi*, récoltés en 1904 sur les nageoires d'un Omble provenant de la baie de Rolle. Je remercie très vivement le Dr J. CARL, sous-directeur du Muséum de Genève, qui a bien voulu me faire part de cette observation.

En dehors du cadre géographique étroit de notre pays et de l'Europe centrale, l'étude des *Salmincola* n'a guère progressé depuis l'époque où WILSON publia son travail fondamental; je ne vois guère à signaler qu'une brève étude d'ensemble due à N. FASTEN et parue en 1921, étude dans laquelle cet auteur résume les connais-

sances acquises. Récemment, MESSJATZEFF a décrit trois nouveaux *Salmincola* du lac Baïkal.

J'ai alors examiné la littérature relative à l'ensemble des *Lernaeopodidae*; plusieurs travaux sont particulièrement intéressants pour notre propos: en particulier celui de C. B. WILSON sur le développement de l'*Achtheres ambloplitis* Kellicott, et du Dr F. ZANDT sur l'*Achtheres pseudobasabistes* Neresheimer; ce dernier auteur nous donne en outre d'intéressantes indications sur la biologie de ce parasite, qui se rapproche de notre *Salmincola.* Nous n'avons pu consulter que partiellement les travaux de N. FASTEN sur le *Lernaeopoda edwardsii* Olsson, mais nous lui emprunterons tout de même une description, citée par WILSON, de la fixation du parasite sur son hôte. Enfin un travail de thèse de M. GOUILLIART nous donne de bons renseignements sur la spermatogénèse et l'ovogénèse chez les Copépodes parasites; malheureusement la faible dimension des éléments cellulaires et des difficultés très grandes d'ordre technique, ne nous ont pas permis d'entreprendre l'étude cytologique de *Salmincola mattheyi.*

En somme l'impression qui résulte d'une analyse générale de la littérature, c'est que la famille des *Lernaeopodidae* représente un groupe systématiquement et biologiquement encore très imparfaitement étudié en Europe.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

a) RÉCOLTE DU MATÉRIEL.

Dans le Léman, l'Omble-Chevalier (*Salmo salvelinus* L.), hôte de notre *Salmincola*, est capturé au filet ou à l'hameçon. Dans le premier cas, les Poissons sont rarement remontés vivants à la surface, les filets étant tendus pendant un à deux jours par 40 mètres de fond; d'autre part, les Poissons se débattent dans les mailles et se débarrassent ainsi de leurs parasites.

Par contre, la pêche à l'hameçon est un moyen idéal pour récolter du matériel vivant. Nous pêchons à la ligne traînante: un fil de maillechort lesté d'un poids de plomb, ce qui lui assure une position verticale, porte des lignes terminées par une cuillère pourvue d'un hameçon. Lorsque le bateau avance, ces lignes prennent une

position oblique et les cuillères vivement agitées constituent un appât par lequel le Poisson se laisse abuser. Lorsqu'un Poisson est pris, les secousses qu'il communique à la ligne sont transmises, sur le bateau, à une petite cloche qui tinte au moindre tressaillement. Le Poisson, capturé entre 30 et 60 mètres, est alors remonté. L'Omble arrive toujours vivant à la surface, mais fortement dilaté par la dépression: quelques individus sont capables d'évacuer l'air contenu en excès dans leur vessie natatoire et peuvent alors être conservés en vie. C'est en particulier le cas pour les Ombles les plus petits, lesquels représentent ainsi un matériel de choix. Cependant, pour garder vivants les animaux ainsi dégonflés, il importe de les maintenir dans une eau dont la température n'excède guère celle du fond (6° à 11°). En hiver, cette condition est facilement remplie; en été, par contre il faut refroidir avec de la glace l'eau du bac contenant les Ombles. Au début de mes recherches, avant que je me fusse rendu compte de l'importance du facteur température, je croyais que les Poissons remontés des grandes profondeurs mouraient de troubles circulatoires dus à la dépression et je désespérais de jamais pouvoir conserver en surface des Ombles vivants plus de quelques heures. Des Ombles chez lesquels la dilatation n'a pas causé de lésions et qui ont évacué l'excès gazeux de leur vessie, vivent très bien à pression ordinaire, dans une eau dont la température ne dépasse pas 14°.

Il semble donc que la mort soit due à la différence thermométrique, bien plus qu'à la dépression. Nous avons pu dès lors conserver des Ombles vivants au laboratoire de zoologie de Lausanne, leur transport s'effectuant en automobile dans un bac réfrigéré.

Le résultat ne fut cependant pas complètement satisfaisant. En été, l'eau courante à Lausanne atteint 14° et nos Poissons ne vivaient guère plus d'une semaine. En outre, j'ai eu à lutter contre une saprolégniase très virulente à laquelle mes sujets affaiblis n'opposaient qu'une faible résistance. Ce n'est donc qu'en hiver que je pus garder des Ombles vivants plus d'un mois dans l'eau courante à Lausanne, la température de l'eau descendant en cette saison à 9°. Malgré toutes les précautions prises, les pertes sont fréquentes; l'Omble en aquarium se nourrit mal, ou pas du tout, et, au bout d'un mois environ, meurt d'inanition. Je noterai, par contre, que cinq Ombles introduits dans un étang peu profond ont survécu tout l'hiver.

Pour les expériences d'infestation expérimentale, l'Omble adulte demeurant un Poisson difficilement adaptable à la vie en aquarium et de manipulation difficile, l'idéal était d'utiliser de jeunes sujets habitués dès l'éclosion à la vie en surface et à une eau relativement chaude. Ce matériel ne se rencontrant pas plus dans la nature que dans le commerce, nous avons essayé d'incuber des œufs provenant de la pisciculture cantonale de Zoug et que nous avons placés directement dans l'eau de la ville de Lausanne, eau qui accusait une température de 11°. Malgré ce degré relativement élevé, alors que l'optimum pour l'incubation des œufs d'Omble est de 6°, nous eûmes 60% d'éclosions. Pendant toute la période de résorption de la vésicule vitelline, le déchet fut faible. Au mois de février, une fois cette résorption terminée, nous commençâmes à nourrir nos alevins. Alimentés quotidiennement avec des *Tubifex*, les jeunes Ombles se sont bien développés et ont constitué, pour nos expériences d'infestation expérimentale, un matériel de choix. Bien adaptés à la vie en aquarium, ces Poissons rendent l'expérimentation plus précise, grâce à leur dimension (2 cm.) et à la facilité de leur manipulation.

C'est en participant à de nombreuses pêches et en examinant des centaines de Poissons, que je pus récolter les parasites nécessaires à cette étude. Les *Salmincola* furent fixés sur place, lorsque je les destinais à l'étude histologique, ou conservés vivants pour l'étude biologique, dans une éprouvette contenant de l'eau froide et placée, en été, dans une bouteillle thermos avec un peu de glace.

b) Technique histologique.

Le matériel spécialement destiné à l'étude histologique fut fixé avec les liquides de Dubosq-Brazil, de Carnoy et de Navashin.

Les appendices des *Salmincola* adultes ont été étudiés en place ou après dissection sous le binoculaire; il est avantageux de fixer l'animal au formol à 5%, ou à l'alcool-formol-acétique, ces liquides conservant une grande transparence aux appendices chitineux. Le montage « in toto » des animaux pour l'observation microscopique fut effectué comme suit:

1° fixation au formol, ou à l'alcool-formol-acétique;
2° lavage à l'eau;

3° séjour durant 5 à 6 jours dans une solution aqueuse très diluée d'hémalun, avec addition d'acide phénique pour éviter les moisissures;
4° différenciation à l'alcool acidifié par quelques gouttes d'HCl;
5° bleuissement de la pièce dans un bain d'eau alcalinisée par du Li_2CO_3;
6° déshydratation par les alcools à 70°, 90° et 100°;
7° éclaircissement dans trois bains successifs de benzoate de méthyle suivis d'un lavage au benzol;
8° passage dans une solution de baume de Canada dans le benzol que l'on laisse évaporer lentement;
9° montage sur porte-objet.

Cette méthode a l'avantage de colorer les organes internes tout en laissant transparents les téguments chitineux de l'animal, ce qui permet l'observation des organes en place. Nous avons utilisé la même méthode pour le montage « in toto » des stades larvaires, mais nous nous sommes contentés de la coloration produite par le liquide fixateur picriqué (Dubosq-Brazil). Notons que c'est dans le bain intermédiaire de benzoate de méthyle qu'il est le plus facile de détacher les formes larvaires fixées à la peau du Poisson. Ces larves n'ayant pas plus d'un mm. de long, l'opération est très délicate, mais facilitée par le benzoate de méthyle qui rend l'animal résistant sans trop le durcir. Pour ce genre de dissection et pour celle des appendices buccaux chez les parasites adultes, j'ai utilisé des épingles entomologiques 000 emmanchées dans des tubes de verre, la partie de l'aiguille introduite dans le tube étant fixée avec de la cire à cacheter.

Inclusions et coupes. — Après avoir essayé sans succès les méthodes classiques, nous avons découvert une technique d'inclusion qui nous donna d'excellents résultats et que nous avons empruntée à la « Methodik der wissenschaftlichen Biologie »:

1° fixation au Dubosq-Brazil, Navashin ou Carnoy;
2° déshydratation par les alcools 70°, 90° et 100°;
3° trois bains dans une solution à 1% de celloïdine anhydre dans du benzoate de méthyle;
4° lavage dans deux bains consécutifs de benzol;

5° bain d'une heure dans une solution de paraffine à 30° dans le benzol;

6° deux bains de paraffine et inclusion.



Fig. 3.

Femelle adulte. Remarquer l'inversion des Mxp et des Mx_2 [1], ainsi que les deux spermatophores entre les sacs ovigères. × 12.

Cette technique permet l'imprégnation complète de l'objet; le résultat est excellent et nous a permis d'obtenir des coupes sériées

[1] Pour la signification des lettres de toutes les figures, voir la légende p. 62.

sans nulle déchirure, ce qui nous a été impossible par toute autre méthode. Nos objets furent coupés à 7 ou à 14 μ.

Coloration des coupes. — Nous avons utilisé l'hémalun-éosine-orange pour l'étude topographique des organes et la méthode de Heidenhain à l'hématoxyline ferrique pour l'étude cytologique; dans ce dernier cas, une coloration de fond ne nous a pas paru utile.

Tous les animaux non montés ont été conservés à l'alcool 80°.

Le type et les cotypes de *Salmincola mattheyi* sont déposés au Musée Zoologique de Lausanne.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. La morphologie et l'anatomie de la femelle adulte.

Morphologie.

Les caractères spécifiques de la femelle adulte étant indispensables à la détermination systématique des *Salmincola*, nous leur consacrerons dès maintenant une étude détaillée, tandis que nous décrirons le mâle dans le chapitre relatif au développement général de l'animal.

La femelle adulte (fig. 3 et pl. 1, fig. 3) présente, comme tous les parasites, une organisation spécialisée, avec simplification des appareils nerveux, sensoriel et musculaire. L'animal est aveugle; selon les individus, la longueur du corps varie de 3,5 à 4,5 mm. De la segmentation copépodite ne subsiste qu'une « tête » et un « tronc », la tête résultant de la fusion du céphalon et d'une partie du thorax et le tronc comprenant principalement le reste du thorax et le dernier segment abdominal. Un sillon circulaire marque la limite entre la tête et le tronc. Après fixation histologique, la tête forme un angle de 90° à 140° avec la face ventrale de ce dernier. Dorsalement, au niveau de la base des bras de fixation, se voit une gibbosité, ce qui donne à l'animal l'allure comique d'un petit bossu. Le tronc est sacciforme, celui des jeunes femelles montrant encore une vague segmentation externe (deux à trois sillons transversaux), laquelle disparaît à maturité complète.

Les appendices sont, eux aussi, manifestement dégradés. Au cours du développement de l'animal, le nombre d'articles des antennes diminue, et, si l'on considère les bras de fixation comme des

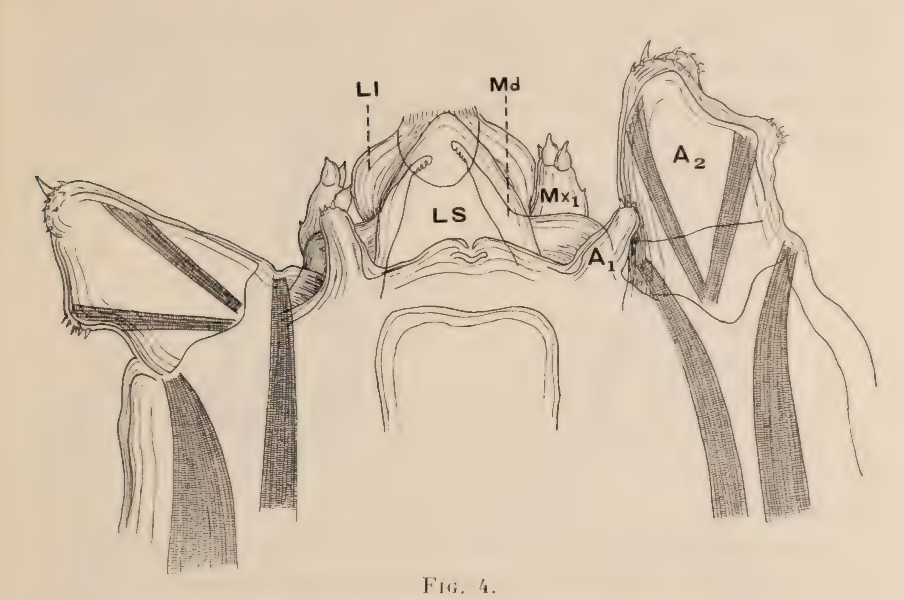


Fig. 4.
Tête de la femelle adulte; vue dorsale. × 128.

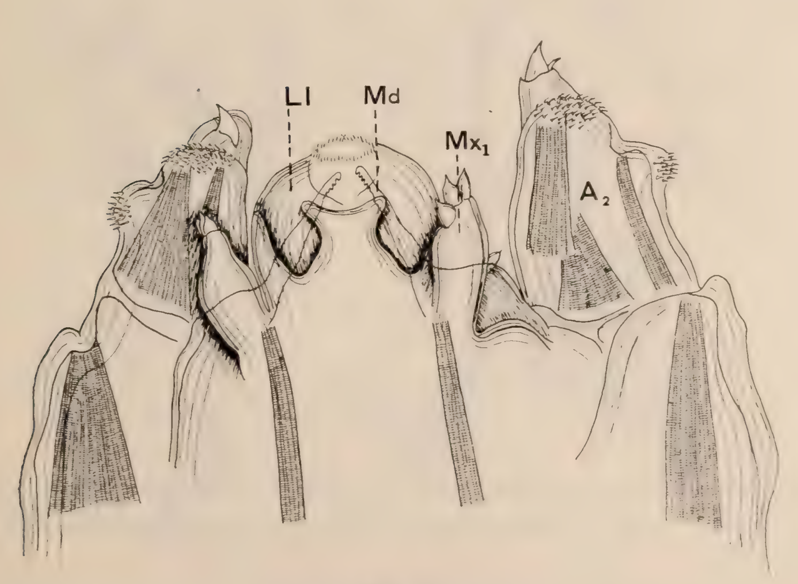


Fig. 5.
Tête de la femelle-adulte; vue ventrale. × 128.

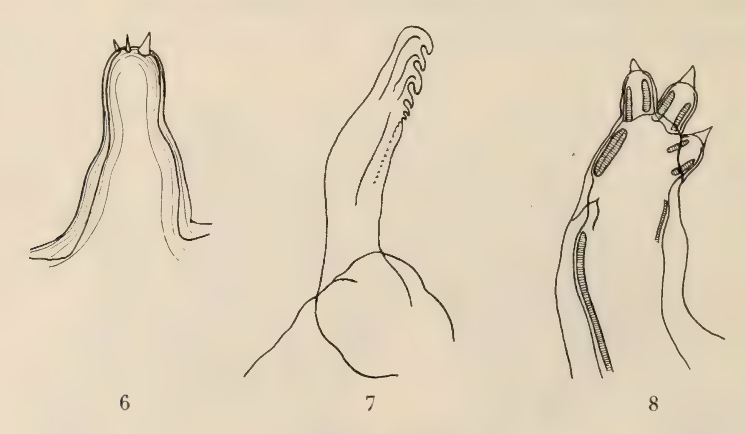
appendices spécialisés, nous pouvons dire que, seuls, les maxillipèdes ont échappé à la simplification générale de ces organes.

La tête (fig. 4 et fig. 5) est pourvue de six paires d'appendices, tous d'origine céphalique; citons-les en commençant par les plus antérieurs:

Antennules (A_1),
Antennes (A_2),
Mandibules (Md),
Première paire de maxilles (Mx_1),
Deuxième » » » (Mx_2),
Maxillipèdes (Mxp).

En réalité, les appendices de la femelle adulte sont placés dans un ordre légèrement différent, puisque les Mxp ont passé au cours du développement en avant des Mx_2. Décrivons chacune des paires d'appendices:

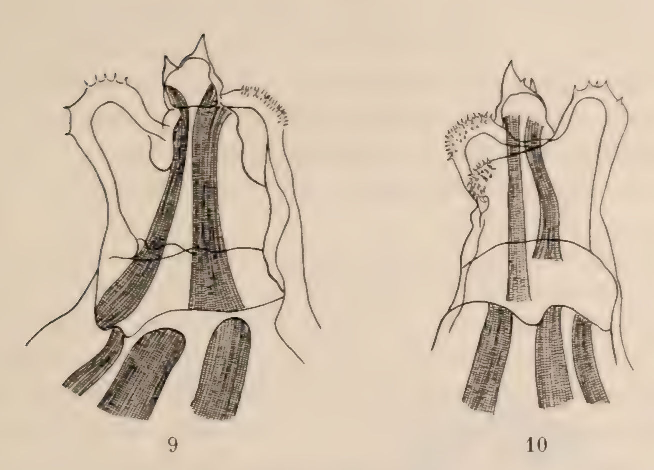
Les antennules (fig. 4, A_1 et fig. 6) sont placées sur le bord antérieur frontal de la tête; elles sont très petites (longueur 0,08 mm.,



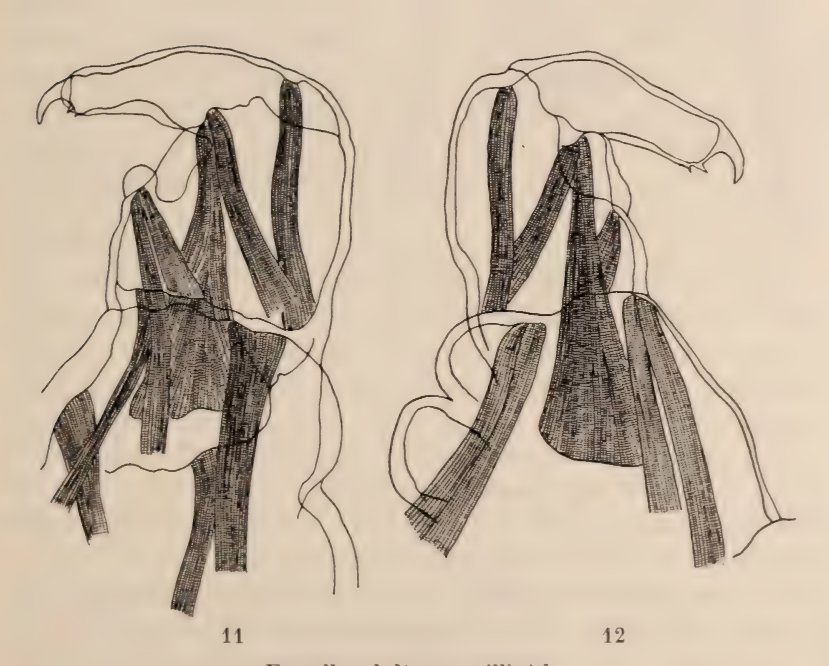
Femelle adulte.
Fig. 6: Antennule. — Fig. 7: Mandibule. — Fig. 8: Maxillule.
× 312.

diamètre 0,025 mm.); composées d'un seul article, leur forme est celle d'un doigt et trois petites épines couronnent leur extrémité arrondie.

Les antennes (fig. 4, 5, A_2 et fig. 9, 10) sont situées sur l'extrémité antérieure de la tête, mais plus latéralement que les précédentes;



Femelle adulte; antenne.
Fig. 9: Face supérieure. — Fig. 10: Face inférieure.
× 125.



Femelle adulte; maxillipède.
Fig. 11: Face supérieure. — Fig. 12: Face inférieure. × 125.

leur taille atteint 0,3 mm. de long sur 0,2 mm. de diamètre (fig. 9 et 10). Elles se composent de deux articles séparés par un sillon faiblement marqué. Leur extrémité distale, très obtuse, se termine par quatre courtes ramifications en forme de dés à coudre dont l'une, axiale, est armée d'un dard et d'une épine, alors que les trois autres, latérale, ventrale et dorsale, sont garnies de spinules.

La musculature bien développée de ces antennes est en rapport avec leur grande activité.

Les mandibules (fig. 4, 5, Md et fig. 7) sont insérés à la commissure des lèvres inférieure et supérieure du bulbe buccal; elles se meuvent entre ces deux lèvres; leur taille est faible (0,12 sur 0,01 mm.); leur face interne présente six dents suivies par unel ignée de très fines aspérités. Ces appendices sont difficilement décelables; le meilleur procédé pour les mettre en évidence, consiste à dilacérer le bulbe buccal, dont les débris seront examinés au microscope. Avec la méthode d'éclaircissement au benzoate de méthyle, nous sommes arrivés à préparer des têtes au travers desquelles un œil exercé arrive à distinguer ces appendices par transparence.

Les maxillules (fig. 4, 5, Mx_1 et fig. 8) ou premières maxilles, placées de chaque côté de la base du bulbe buccal, ont une morphologie très simplifiée. Très petites (0,12 sur 0,04 mm.) elles échappent facilement à l'observateur. Elles ne sont pas articulées, mais divisées en trois courtes ramifications surmontées chacune d'une épine; sur le bord externe, au milieu de la maxille, on aperçoit une quatrième épine.

Les maxilles de la deuxième paire (fig. 3, Mx_2) se sont transformées en bras de fixation. Insérées latéralement à la base de la tête, elles se rejoignent ventralement sur un bouton de fixation commun. Ce sont les appendices les plus développés; leur longueur varie selon les individus; ils peuvent être plus courts que le tronc, de la même longueur ou plus longs que le tronc. Chez l'animal conservé, ils se rabattent plus ou moins sous le thorax, tandis que l'animal vivant peut leur faire prendre des positions variées. Ces maxilles sont pourvues de muscles et permettent à l'animal de se déplacer en pivotant autour du point de fixation à l'hôte.

Le bouton de fixation (fig. 1 et 3) a la forme d'un champignon; les bras sont soudés sur un fin pédoncule qui s'élargit distalement en un chapeau dont la partie supérieure est convexe chez l'animal vivant, légèrement concave chez l'animal conservé; la fixation

histologique entraine donc une légère déformation accompagnée d'une contraction qui fait passer de 1,0-1,2 mm. à 0,8-0,9 mm. le diamètre maximum du bouton. Celui-ci est creux; on peut, en effet, observer dans le pédoncule deux cavités juxtaposées (fig. 1 et 2) et qui représentent la continuation et la terminaison des canaux brachiaux. Le bouton étant élastique et souple, il est facile de détacher du Poisson le parasite entier; trois fois sur cinq, une traction ménagée amènera ce résultat.

Les maxillipèdes (fig. 3, Mxp; fig. 11 et 12) sont situés entre les deux paires de maxilles; ce sont des appendices bien développés qui servent à la préhension. Longs de 0,6 mm., ils sont formés de trois articles bien distincts. L'extrémité distale est armée d'une griffe arquée à la base de laquelle se voient deux épines.

Ce dernier article fonctionne comme une pince en s'appuyant sur l'article médian, l'angle de flexion étant interne. La musculature qui actionne cette pince est puissante; nous trouvons un muscle extenseur externe et deux puissants fléchisseurs internes qui en se contractant provoquent la fermeture de la pince. D'autres muscles, dont les extrémités sont respectivement insérées à la base de l'article médian et dans le corps de l'animal, donnent à l'appendice sa mobilité générale.

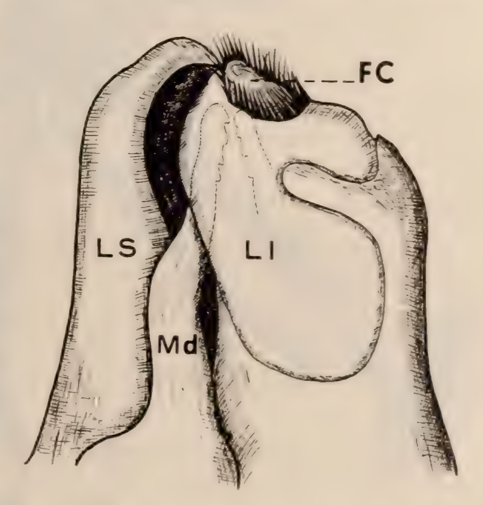


Fig. 13.
Femelle adulte: bulbe buccal. × 312.

Pour nous faire une idée exacte du bulbe buccal, nous avons dû faire des séries de coupes de la tête du *Salmincola* dans chacun des plans, transversal, frontal et sagittal, d'où la reconstruction de la figure 13. Ce bulbe se compose de deux lèvres, une supérieure et l'autre inférieure; la première est simple; par contre, la seconde est renforcée par une armature chitineuse, en forme d'Y obtus, qui n'est qu'un épaississement des téguments.

A l'extrémité distale de cette lèvre inférieure se trouve une fossette

ciliée (FC), excavation bordée d'une soixantaine de poils et ne communiquant pas avec le tractus digestif; il semble que la nature

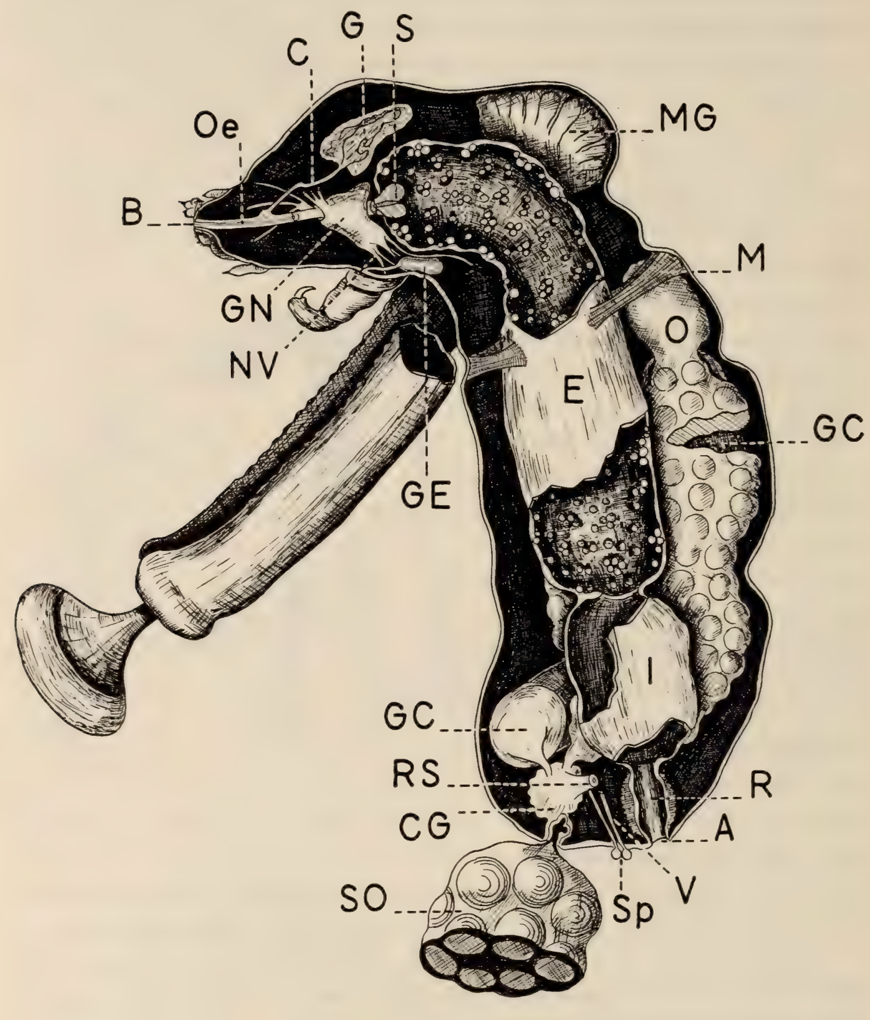


Fig. 14.
Femelle adulte; anatomie interne. × 20, environ.

et la position de cet organe permettent de le désigner comme une fossette olfacto-gustative.

Anatomie.

L'anatomie interne de *Salmincola mattheyi* est relativement simple (fig. 14); nous examinerons successivement: le tube digestif auquel s'annexe une paire de glandes sécrétrices, la glande excrétrice, le système nerveux péri-œsophagien et l'appareil génital extrêmement volumineux.

Tube digestif (fig. 14). — Le tube digestif, normalement constitué, s'ouvre en avant dans le bulbe buccal et se termine postérieurement par l'anus; il représente un tractus rectiligne dans lequel on peut distinguer les parties suivantes: l'œsophage, l'estomac, l'intestin et le rectum. L'œsophage (Oe) est un canal étroit; son épithélium, de structure lamelleuse, présente l'aspect d'un syncytium aux rares éléments nucléaires; extérieurement, une tunique musculaire l'entoure, dont les fibres internes sont circulaires et les externes longitudinales. L'œsophage mesure un cinquième de la longueur du corps; dans sa partie médiane et dorsalement, il reçoit un canal sécréteur provenant de la glande frontale; cette dernière, seule annexe du tube digestif doit vraisemblablement jouer un rôle dans les processus de la nutrition; la partie postérieure de l'œsophage passe au travers de la masse ganglionnaire nerveuse céphalique, la substance nerveuse adhérant étroitement à l'épithélium œsophagien.

Le cardia est marqué par un puissant sphincter qui fait saillie à l'intérieur de l'estomac (E). Ce dernier constitue à lui seul plus de la moitié du tube digestif et apparaît donc comme étant la partie la plus développée de ce tractus; son épithélium est plus ou moins régulièrement unistratifié; extérieurement, il est partiellement recouvert d'une tunique musculaire dont les fibres ne montrent pas d'orientation bien régulière; intérieurement, son épithélium présente de grosses cellules vacuolaires disséminées (fig. 21) dont la fonction glandulaire est évidente. L'estomac est maintenu dans la cavité générale par quatre muscles (M) qui relient la portion moyenne de cet organe à la paroi du corps. Deux de ces muscles sont latéro-dorsaux et les deux autres latéro-ventraux. Chez l'animal vivant, leurs contractions font mouvoir latéralement le tube digestif dans le plan frontal. On peut observer chez un *Salmincola* fraîchement détaché de son hôte, une véritable pulsation du tube

digestif à la fréquence de 30 périodes complètes à la minute; ce mouvement du tractus digestif entraîne la circulation du liquide renfermé dans la cavité générale.

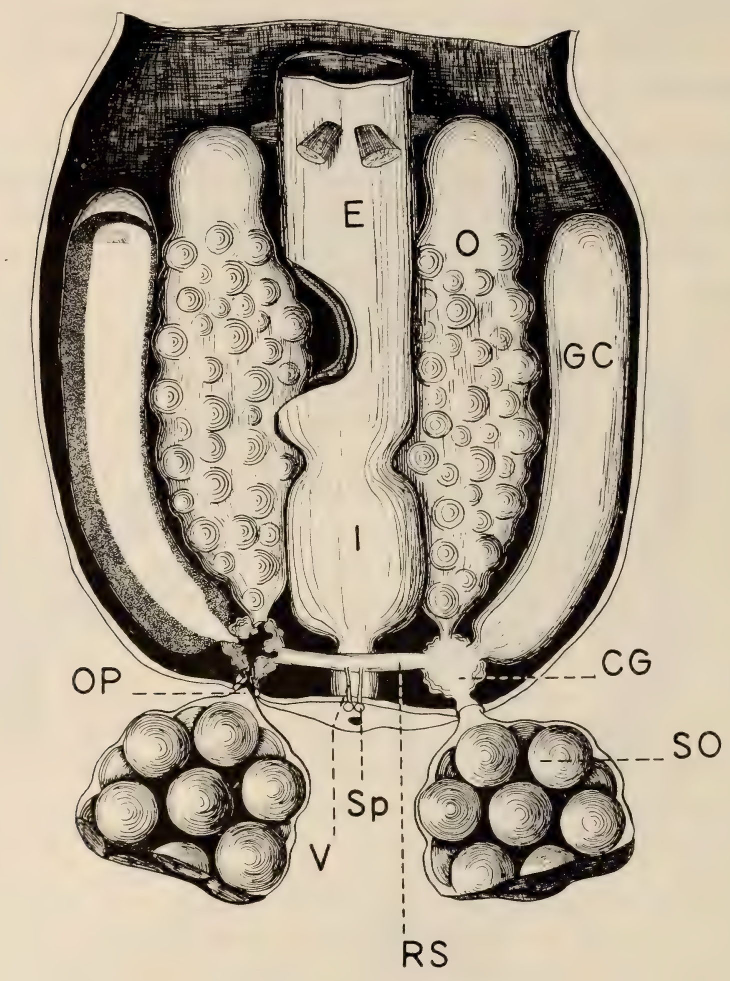


Fig. 15.
Femelle adulte; appareil génital. × 25, environ.

La nature du bol alimentaire contenu dans l'estomac se révèle à l'examen des coupes microscopiques; il consiste en une substance homogène au milieu de laquelle apparaissent des débris d'éléments

cellulaires; le parasite rongeant la peau de son hôte, lui cause des blessures qui se recouvrent par la suite d'un abondant mucus. Nous pouvons donc conclure que le parasite se nourrit de débris cutanés et des mucosités provoquées par l'irritation qu'il produit.

L'intestin proprement dit (I) est séparé de l'estomac par un étranglement. Il est court; sa longueur est semblable à celle de l'œsophage. Histologiquement, il se distingue de l'estomac par son épithélium assez régulièrement unistratifié et dont la surface interne est dépourvue de cellules vacuolaires; la tunique musculaire externe manque.

Une importante masse glandulaire (MG), laquelle occupera tout l'intérieur de la gibbosité dorsale, manque chez la femelle au début du stade VII. Il nous est donc difficile de définir la fonction de cet organe. A la hauteur des Mxp sont placées deux glandes maxillipédiques à fonction excrétrice dont les canaux efférents débouchent à l'extérieur, en avant de la base des Mxp.

Système nerveux (fig. 14). — Le système nerveux est formé d'un collier périœsophagien, atteignant postérieurement l'estomac, et d'où partent des nerfs. Ce collier a en réalité l'aspect d'un gros ganglion que l'œsophage traverse; nous avons constaté que le rapport du volume de la masse nerveuse au volume du corps est environ de 1/150 chez la femelle adulte et 1/15 chez la larve nageuse; nous pouvons en conclure que le parasitisme a inhibé le développement du système nerveux; en effet, la femelle adulte a perdu certaines fonctions bien développées chez les larves nageuses: la vision, la mobilité, la faculté de se fixer, toutes fonctions dont l'accomplissement doit nécessiter l'existence d'importants centres réflexes.

Du ganglion nerveux (GN) se détachent les principaux nerfs suivants: antérieurement, trois paires de nerfs vont innerver les A_1, A_2, Mx_1 et le tube buccal; ventralement, deux paires de nerfs se dirigent vers les appendices principaux, c'est-à-dire les Mx_2 et les Mxp.; en arrière, un nerf impair part vers la partie postérieure du corps en longeant la face ventrale de l'estomac.

Appareil génital. — L'appareil génital (fig. 15) apparaît comme le système le plus développé; localisé dans le tronc, il occupe toute la place que lui laisse l'intestin. En arrière, nous pouvons distinguer de chaque côté un carrefour génital (CG) dans lequel débouche un ovaire (O) et une glande cémentaire (GC) et d'où part un conduit se

rendant à l'orifice de ponte. Les deux carrefours génitaux sont réunis par un réceptacle séminal impair (RS), relié lui-même à deux orifices copulateurs externes par deux canaux séminaux ou vagins (V).

Les ovaires occupent la partie dorsale du tronc; mais ils se développent considérablement à maturité, remplissant alors toute la cavité générale qui prend l'aspect d'un sac bourré d'œufs. Les



Fig. 16.
Femelle adulte; dispositif d'accrochement du sac ovigère à l'orifice de ponte. Les parties fortement chitinisées sont en noir. × 140.

figures 14 et 15 ne traduisent que dans une mesure insuffisante l'importance de ces organes. On peut diviser un ovaire en trois zones: la plus antérieure est formée d'ovogonies; cette zone peut manquer et nous supposerons que cette absence se produit chez les femelles les plus âgées; une deuxième zone comprend les cordons ovariens; postérieurement, une troisième zone, la plus développée,

est formée d'ovules en formation qui, comme nous l'avons vu, finissent par envahir tout l'espace disponible.

Les glandes cémentaires, comme le montre la figure 14, ont une position oblique par rapport à l'axe de l'animal; elles sont cylindriques et se composent d'une zone pluristratifiée qui embrasse sur sa face externe une zone remplie de cément (fig. 15 et 21);



FIG. 17.
Larve copépodite femelle au stade VI; coupe de l'ovaire. × 500.

le cément est donc produit par la glande et séjourne dans la lumière de l'organe jusqu'à la ponte des œufs; il s'écoulera alors dans le carrefour génital, pourvoira les œufs d'une fine membrane et formera la paroi du sac ovigère.

Les sacs ovigères, entièrement clos, sont terminés à leur partie antérieure par un court pédoncule (fig. 16) qui pénètre dans le canal réunissant l'orifice de ponte au carrefour génital. L'extrémité

de ce pédoncule, élargie et chitinisée, vient s'emboîter dans un repli de la paroi du canal, lui-même fortement chitinisé, comme le ferait un bouton-pression. Un dispositif analogue a été décrit par M. GOULLIART chez un Caligide, *Lepteophteirus pectoralis* Nordm.; cet animal possède un dispositif très perfectionné pour la fixation de ses sacs ovigères; tandis que chez *Salmincola mattheyi*,

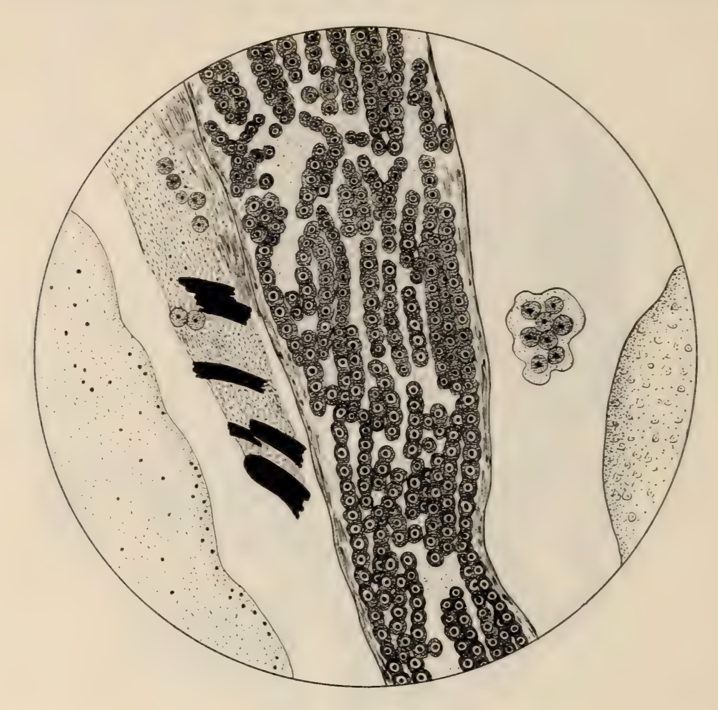


FIG. 18.
Jeune femelle au stade VII; coupe des cordons ovariens. × 500.

un anneau retient le prolongement pédonculaire du sac ovigère, chez *L. pectoralis*, le pédoncule est retenu par une pièce chitineuse non circulaire, laquelle, par le relâchement de certains muscles, effectue une légère rotation qui provoque la libération du sac ovigère.

On peut observer, collées aux orifices copulateurs, les deux coques vides des spermatophores que le mâle a déposés au moment de la fécondation; ces coques, d'une couleur brun-jaunâtre, sont bien visibles.

2. Les stades embryonnaires et larvaires.

La formation des œufs.

Chez la larve copépodite nageuse, les ovaires ne sont encore que de petits amas cellulaires situés dorsalement de part et d'autre de



Fig. 19.
Jeune femelle au stade VII; début du grand accroissement dans les cordons ovariens. × 500.

l'intestin. Au quatrième stade larvaire, ces cellules se multiplient déjà et finissent par occuper au stade VI l'espace latéro-postérieur du corps (fig. 17); plus tard, alors que la jeune femelle a acquis sa forme d'adulte, les cellules goniales cessent de se multiplier dans toutes les directions et commencent à former des cordons de quatre, de cinq, puis de plusieurs cellules que nous nommerons « cordons ovariens » (fig. 18); les ovogonies qui constituent ces cordons perdent leur forme sphérique; leur surface de contact augmente et

leur taille s'accroît; une fois que ces formations cellulaires ont atteint un certain développement, l'une d'elles, qui nous a semblé être terminale, se met à grossir (fig. 19); finalement son protoplasme se charge de réserves nutritives, sous forme de globules vitellins et de vacuoles (fig. 20); durant tout son séjour dans la cavité du corps, l'ovule reste entouré par le cordon ovarien dont il forme l'extrémité



Fig. 20.
Jeune femelle au stade VII; suite du grand accroissement. × 500.

(fig. 21); ce n'est qu'après la fécondation, alors que la segmentation débute dans les sacs ovigères, qu'il le résorbera (fig. 22). Nous ne pouvons que constater ce contact qui rend probable le rôle nourricier du premier vis-à-vis du second.

Nous devons à Wilson (1915) une bonne description de l'embryologie des *Salmincola*; je me contenterai donc de rappeler brièvement les faits principaux: les ovules, ayant atteint leur maturité dans les ovaires, passent dans leur oviducte respectif où ils sont fécondés par des spermatozoïdes contenus dans le réceptacle

séminal impair (fig. 23). Dans chacun des deux oviductes, les œufs reçoivent ensuite une coquille fine, enveloppe hyaline entourant la membrane propre de l'œuf et sécrétée par les deux glandes cémentaires. Les œufs sortent alors du corps de la femelle en entraînant avec eux une mince membrane qui les maintient serrés les uns contre les autres; ils se trouvent finalement contenus dans deux

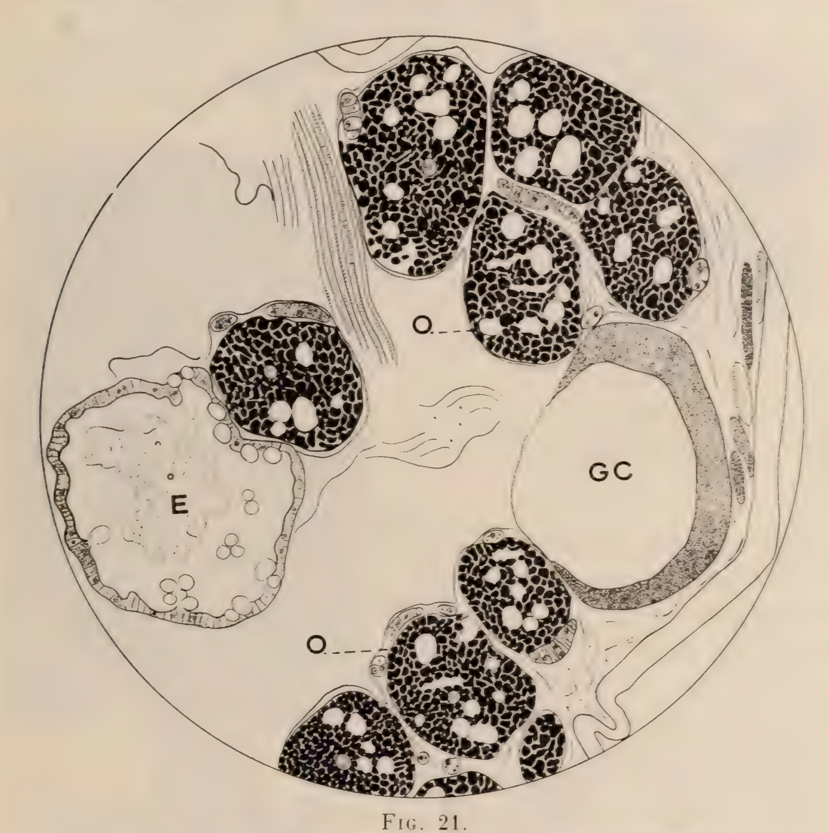


Fig. 21.
Femelle adulte; coupe de la partie postérieure du corps. × 85.

sacs appendus aux orifices extérieurs des oviductes: les sacs ovigères. Les œufs, disposés en six rangées (fig. 3) de 12 à 30 unités chacune, vont y poursuivre leur développement. La segmentation, selon le type superficiel et discoïdal a été observée par Wilson, qui admet que le blastoderme se constitue aux dépens d'une seule cellule, que sa croissance est alimentée par des éléments internes, comme chez

les autres Arthropodes, et que les embryons se forment avec une orientation telle que leur face ventrale est tournée vers la périphérie, l'œil nauplien de chaque larve regardant alors vers l'axe du sac ovigère. Cette brève description correspond complètement à ce que j'ai vu chez *Salmincola mattheyi*.

L'édification des embryons aux dépens des ébauches cellulaires se manifeste extérieurement par la teinte grise des œufs contenus dans les sacs ovigères. J'appelle « mûrs »

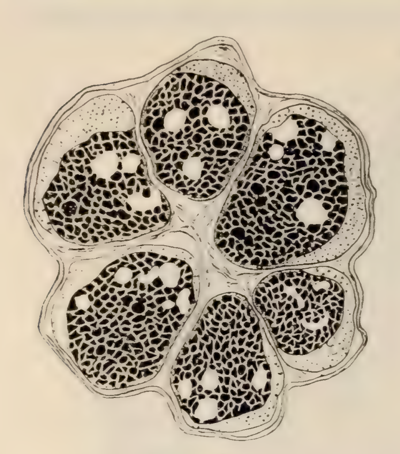


Fig. 22.
Femelle adulte; coupe d'un sac ovigère. × 85.

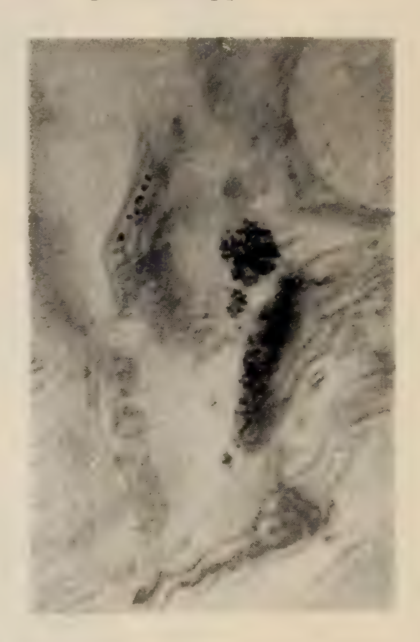


Fig. 23.
Femelle adulte; réceptacle séminal bourré de spermatozoïdes. Microphoto × 1200.

de tels sacs, par opposition à ceux qui, contenant des œufs plus jeunes, sont de couleur blanche. En observant à la loupe un sac mûr, on s'aperçoit que la teinte grise est due aux deux paires de taches, traînées pigmentaires que porte l'embryon (fig. 24). Pour étudier celui-ci, il faut le mettre à nu; pour cela nous commençons par rompre la membrane du sac ovigère, ce qui entraîne la mise en liberté des œufs, bientôt gonflés par endosmose. Il est dès lors facile de déchirer et d'enlever les deux membranes ovulaires distendues. L'embryon qui apparaît ressemble à un *Nauplius* (fig. 24); il porte deux paires d'appendices frontaux: les appendices A_1 placés dorsalement par rapport aux A_2 et qui sont terminés par une touffe de poils. Le futur bouton de fixation est

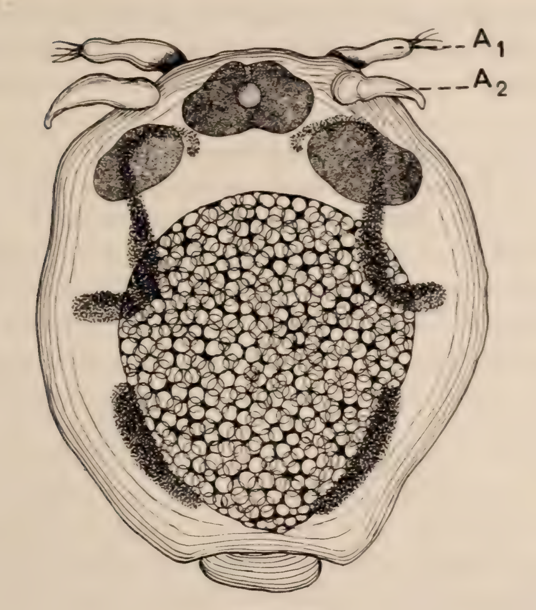


FIG. 24.
Embryon au stade *nauplius*. × 200.

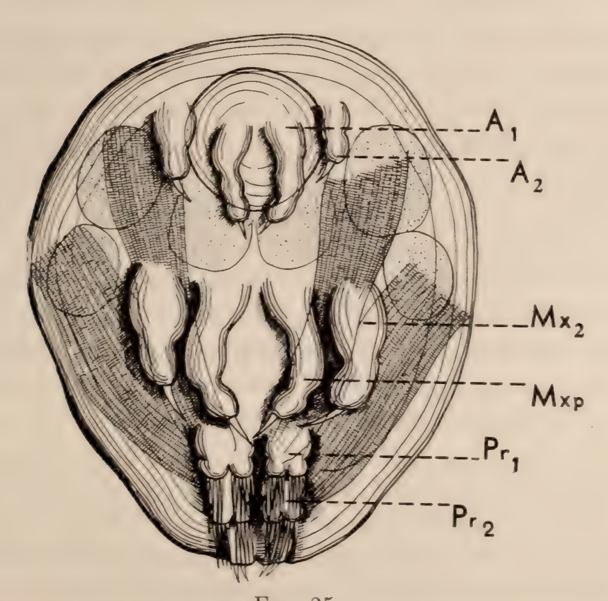


FIG. 25.
Embryon au stade *métanauplius*. × 200.

très petit; il est en train de se former au sein de la glande frontale; de chaque côté de cette glande se trouve une masse également glandulaire. Tout le centre du *Nauplius* est encore occupé par du vitellus.

Si l'on ouvre un œuf quelques jours plus tard, on s'aperçoit que non seulement l'embryon s'est développé, mais qu'il s'est métamorphosé en stade *Métanauplius* (fig. 25); en effet, les A_1 sont placées entre les A_2, et elles ont perdu leur touffe de poils; les Mx_2, les Mxp, les pattes natatoires, ainsi que le postabdomen ont apparu; les ébauches des pattes natatoires et le dernier segment abdominal portent déjà des soies, peu distinctes et difficiles à compter; la musculature que nous retrouverons chez la larve copépodite nageuse est déjà développée, les faisceaux musculaires sont encore larges et courts; nous trouvons les mêmes masses glandulaires que chez le *Nauplius;* le bouton de fixation n'a pas encore atteint sa taille définitive et le filament n'est pas encore formé, contrairement à ce que Wilson a observé chez des espèces voisines. La structure interne du *Métanauplius*, à part les organes cités, ne montre pas encore de différenciation très nette.

L'éclosion.

Après avoir passé par les deux stades métamorphotiques de *Nauplius* et de *Métanauplius*, l'embryon devient une larve copépodite nageuse prête à éclore. Les sacs ovigères et les œufs deviennent alors turgescents; sous l'effet de la pression osmotique, les œufs se gonflent et leur augmentation de volume provoque la rupture de l'enveloppe du sac ovigère et leur mise en liberté. Au cours d'une éclosion normale, le sac ovigère se déchire sur toute sa longueur et tous les œufs sont ainsi libérés; souvent le mécanisme ne joue pas dans toute sa perfection; le sac ne se déchire qu'en un seul endroit et des œufs restent emprisonnés dans la partie intacte; ce sont alors autant de larves qui ne vivront pas. Par la rupture du sac, les œufs libérés tombent au fond de l'eau; on peut alors observer, sous la loupe binoculaire, l'éclosion proprement dite: on voit à l'intérieur de l'œuf une larve ployée sur elle-même, ses pattes natatoires repliées ventralement. Cette larve est entourée par une large zone de liquide entré par osmose à travers la membrane propre de l'œuf; après quelque temps on la voit agiter sa deuxième paire d'antennes; la membrane ovigère ne tarde pas à se rompre,

en éclatant avec la même rapidité qu'un ballon de baudruche; en un clin d'œil la larve en est débarrassée. Deux facteurs concourent à la rupture de l'œuf; le premier est représenté par l'osmose qui provoque la rupture du sac ovigère et la turgescence des œufs; le second, c'est l'action mécanique de la larve, qui au moyen de ses antennes perfore la membrane tendue qui l'enferme; ce dernier point peut être vérifié par la constatation suivante: tant que la larve est immobile, la membrane ovigère ne se déchire pas; mais il suffit de l'effleurer, même de l'extérieur, avec une pointe aiguisée, pour que la membrane se rompe. La larve sortie de l'œuf se détend, ses appendices ne tardent pas à se mettre en mouvement; elle agite de temps en temps ses pattes natatoires, comme pour les éprouver, puis elle se met à nager.

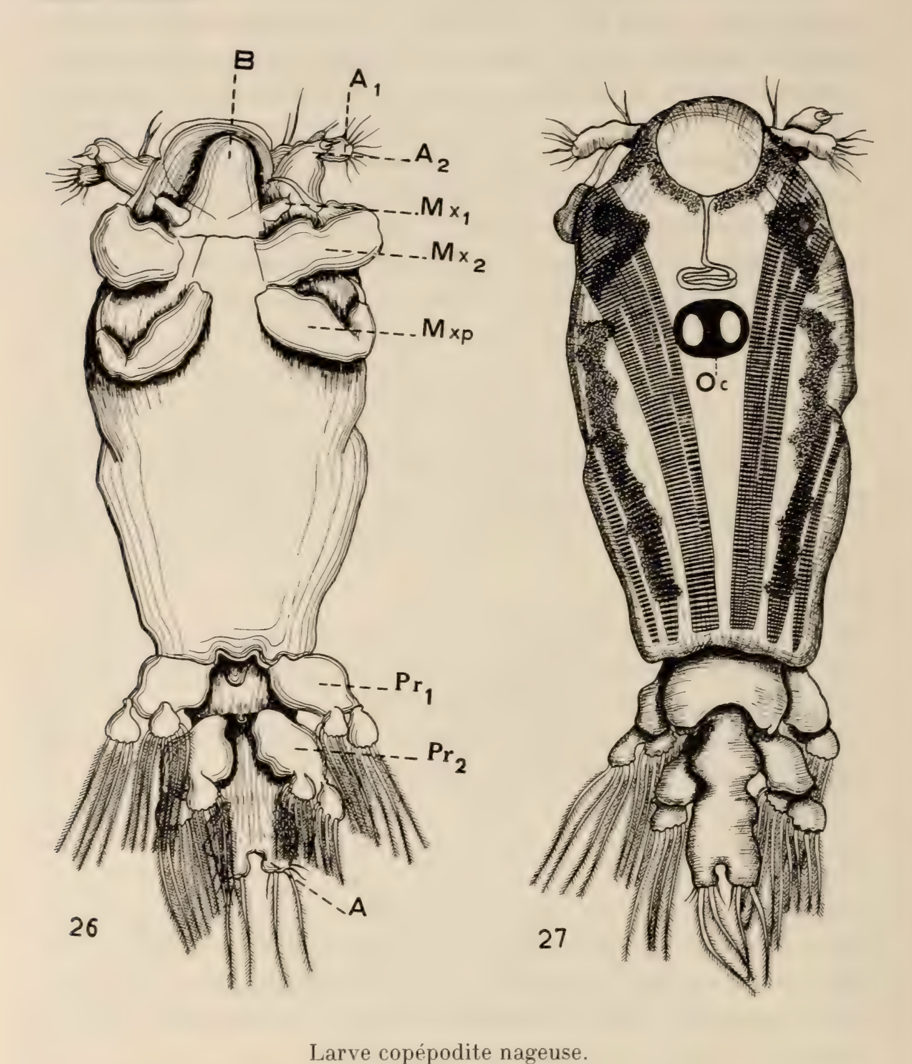
Premier stade copépodite ou larve nageuse.

L'allure générale de cette larve (fig. 26 et 27) correspond le plus au stade *Cyclops;* ses dimensions sont de 0,23 sur 0,72 mm. Le corps est allongé et applati dorso-ventralement; il est arqué ventralement et montre trois régions distinctement délimitées: la première, céphalo-thoracique, comprend le céphalon et le premier segment thoracique, séparés par un sillon; la deuxième est formée par le seul deuxième segment thoracique; quant à la troisième, caractérisée par deux étranglements, elle correspond au reste du thorax et à l'abdomen. En commençant par les plus antérieurs, le céphalon porte les appendices suivants:

Les antennules (A_1) sont placées tout à fait antérieurement et sur le front de la larve, de chaque côté du bouton de fixation, de sorte qu'elles sont visibles quel que soit l'angle sous lequel on observe la larve. Elles sont formées de trois articles séparés les uns des autres par un simple étranglement. L'article basal porte deux soies sur sa face interne; l'article distal est garni d'une dizaine de soies. Ces antennules sont très actives chez l'animal vivant.

Les antennes (A_2) sont placées un peu en arrière des A_1, de chaque côté du bulbe buccal; elles sont formées d'un seul article et se terminent par une épine. Ce sont ces antennes qui provoquent vraisemblablement la déchirure de la membrane ovigère lors de l'éclosion.

Les mandibules (Md) manquent à ce stade; elles apparaîtront au stade suivant, simultanément à la différenciation complète du bulbe buccal.



Larve copépodite nageuse.
Fig. 26: Face ventrale. — Fig. 27: Face dorsale. × 130, environ.

Les maxillules (Mx_1) se voient à la base du bulbe buccal; elles sont minuscules, uniarticulées et se terminent par une petite épine.

Les maxilles (Mx_2) par contre sont bien développées; une articulation les rend préhensiles et elles sont armées d'une forte griffe dont l'extrémité est recourbée en crochet.

Les maxillipèdes (Mxp) ont une allure analogue, possèdent aussi une articulation et se terminent par une griffe simplement arquée.

Les Mx_2 et les Mxp servent à la préhension; c'est à l'aide de ces deux paires d'appendices que la larve se fixera provisoirement sur son hôte.

A la partie antérieure du céphalon et ventralement, s'ouvre la bouche; elle est limitée par des ébauches de lèvres, mais sa forme en dé à coudre est déjà suffisamment accusée pour qu'on lui donne le nom de bulbe buccal.

Sur le dos de la larve, à la limite postérieure du céphalon, se voit l'œil nauplien. Il ressemble à une petite émeraude aux reflets verts des plus lumineux. Malheureusement, cette belle couleur se ternit très vite après la mort ou la fixation de la larve et il devient invisible à l'observateur.

Le premier segment thoracique n'est séparé de la tête que par un léger étranglement; il porte postérieurement la première paire de pattes nageuses ou péréopodes (Pr_1).

Le deuxième segment thoracique s'articule avec le premier segment soudé au céphalon; sa largeur est moitié moindre que celle du premier; à sa base, il porte la deuxième paire de péréopodes (Pr_2). Les deux paires de péréopodes sont très semblables: chacune de ces pattes natatoires se compose d'un article basal sur lequel s'articulent un endopodite et un exopodite en forme de rames uniarticulées. L'exopodite porte quatre soies terminales et l'endopodite sept. Ces soies sont couvertes de fins poils et leur longueur atteint le sixième de la longueur totale de la larve. Ces deux paires de péréopodes servent à la propulsion; ils battent l'eau énergiquement d'avant en arrière, puis se replient sous le ventre, à une cadence de 10 battements à la seconde environ.

Les trois derniers segments de la larve sont étroits, leur largeur étant la demie de celle du deuxième segment thoracique; aucun ne porte d'appendices; le dernier résulte de la fusion du segment génital et du postabdomen; son extrémité est bifide et chacun des deux prolongements porte deux grands cerques pubescents et trois petites soies; entre ces prolongements se trouve l'anus.

Anatomie. — Le premier stade larvaire montre une organisation intrene très parfaite (fig. 28). Un tube digestif va d'une extrémité à l'autre de la larve et se compose de trois parties: œsophage, estomac et intestin ; l'œsophage débouche antérieurement dans le bulbe buccal; postérieurement, un sphincter marque son entrée dans l'estomac. Ce dernier est rempli de globules vitellins; la larve, ne se nourrissant pas, vit aux dépens de cette réserve alimentaire durant toute la période nageuse. L'intestin se prolonge postérieurement jusqu'au dernier segment où s'ouvre l'anus. L'examen du bulbe buccal, dont les lèvres ne sont qu'ébauchées, et le fait que l'estomac est bourré de vitellus, démontrent bien que la larve ne se nourrit pas avant d'avoir trouvé un hôte et s'être matamorphosée.

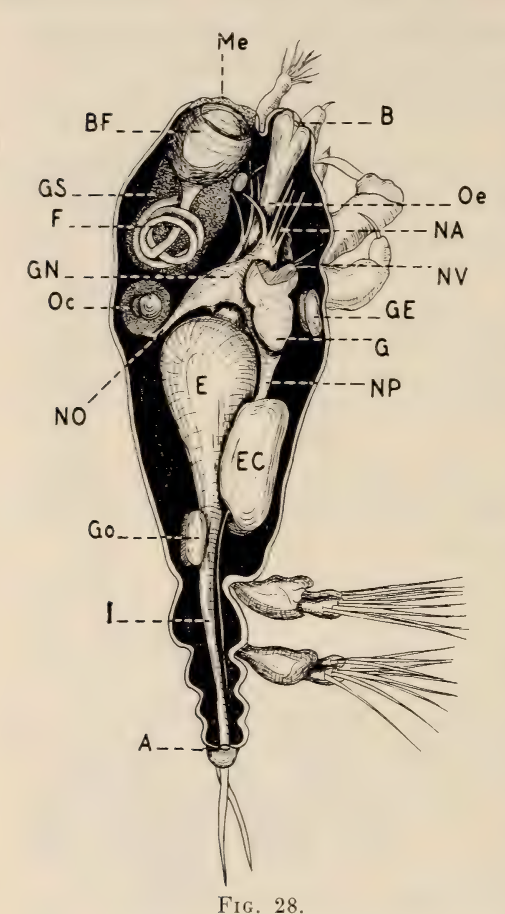


Fig. 28.
Larve copépodite nageuse; anatomie interne. × 130.

Un ganglion nerveux péri-œsophagien se distingue en avant de l'estomac; la dimension de cette masse nerveuse est considérable lorsqu'on la rapporte au volume de la larve. Ce ganglion donne naissance, postérieurement, à un grand nerf impair, parcourant le corps de la larve jusqu'aux derniers segments et, antérieurement, à quatre paires de nerfs répartis de chaque côté de l'œsophage, trois d'entre elles allant innerver les appendices céphaliques et la dernière l'appareil de fixation frontal; ventra-

lement, deux paires de nerfs se rendent respectivement aux Mx_2 et au Mxp, tandis qu'un volumineux tractus issu de la face dorsale du ganglion représente le nerf optique, lequel aboutit à l'œil nauplien. Celui-ci résulte de la juxtaposition des deux amas ellipsoïdaux de cellules photosensibles noyées dans le pigment (fig. 29).

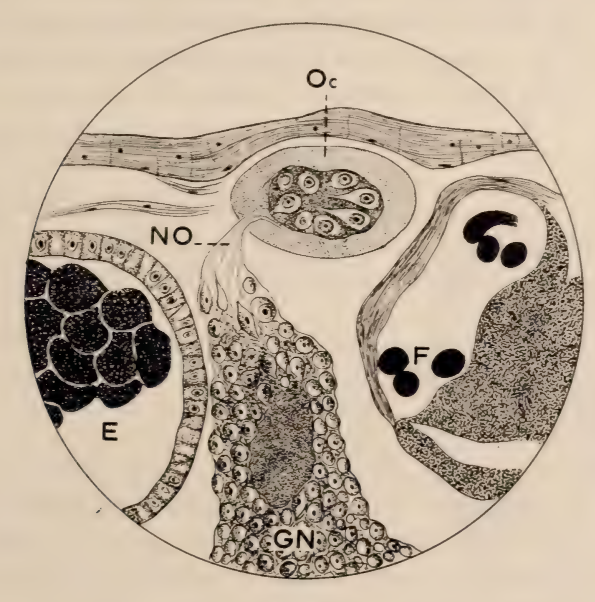


Fig. 29.
Larve copépodite nageuse; coupe transversale au niveau de l'œil. × 450.

Comme chez tous les Lernéopodidés, il existe un appareil de fixation, logé sous le front de la larve au moment de l'éclosion de celle-ci. Il se compose d'un bouton situé à l'extrémité d'un pédoncule enroulé; ce dispositif est contenu tout entier dans une masse glandulaire et occupe la partie antéro-dorsale du céphalon; le bouton est une petite sphère creuse, légèrement aplatie antérieurement; le pédoncule est un cordon plein; une de ses extrémités se soude au bouton, l'autre à la partie frontale de l'animal. Bouton et pédoncule semblent être de nature anhiste, résultant vraisemblablement de l'activité du tissu glandulaire qui les entoure. Alors que l'épiderme de la larve possède une épaisseur assez forte, le revêtement de son front n'est constitué que par une très fine et

délicate membrane, dont la rupture permettra la sortie du filament fixateur.

Dans la partie postérieure du corps, l'appareil génital est déjà ébauché: latéro-dorsalement, on voit deux amas cellulaires symétriques, les gonades; ces dernières étant histologiquement identiques chez toutes les larves, il n'est pas possible de discerner si c'est à des mâles ou à des femelles que l'on a affaire. Latéro-ventralement, sont placées les ébauches de l'appareil génital. Le système glandulaire est déjà bien développé et comprend:

1° à la hauteur des Mxp, une paire de glandes à fonction excrétrice;
2° de chaque côté du ganglion périœsophagien, les ébauches primitives paires d'une future glande frontale;
3° au-dessus de l'œsophage, la masse unique d'une autre glande frontale;
4° enfin, au-dessus de l'appareil de fixation, on observe un petit amas de cellules sécrétrices dont les fonctions futures sont difficiles à définir.

L'appareil musculaire se compose de trois paires de muscles (fig. 27) ou faisceaux musculaires longitudinaux dont la plus interne, dorsale par rapport aux autres, relie le céphalon au deuxième segment thoracique. Les deux autres paires de muscles, contenues principalement dans le premier segment thoracique, s'insèrent respectivement sur les bords antérieurs des premier et deuxième segments thoraciques; ils représentent les antagonistes des précédents; ils déterminent la flexion ventrale des appendices natatoires et de la partie postérieure du corps, c'est-à-dire le retour à l'état de repos, alors que les deux grands muscles dorsaux provoquent l'extension de ces parties et effectuent ainsi un travail de propulsion.

* * *

Lorsqu'une larve nageuse atteint l'hôte qu'elle va parasiter, elle se fixe provisoirement sur la peau de celui-ci au moyen de ses appendices maxillaires et maxillipédiques. Il ne nous a pas été possible d'observer la fixation définitive de la larve sur son hôte, car la présence de la lumière nécessaire à l'observation éloigne la larve du Poisson en l'attirant vers les parties les plus éclairées. Il est

en effet très intéressant de noter que chez notre *Salmincola*, contrairement à ce qui a été relevé chez des espèces voisines, il existe un phototactisme positif si énergique que les larves placées en milieu éclairé obéissent toujours uniquement aux excitations lumineuses; nous devons dès lors à notre grand regret nous référer aux descriptions de C. B. Wilson et de N. Fasten, ce dernier auteur ayant pu suivre ce processus chez la larve de *Salmincola edwardsii* Olsson. Les données de ces savants et l'observation de stades prélevés vingt-quatre heures après la mise en contact des larves nageuses avec le Poisson, nous permettent de reconstituer avec certitude la marche du phénomène: la larve au moyen de ses Mx_2 et Mxp s'agrippe en n'importe quel endroit du corps du Poisson, à l'exception pourtant des parties buccales ou branchiales; elle creuse une petite cavité dans la peau de son hôte (Fasten), la membrane du front de la larve se déchire, l'appareil de fixation est projeté hors de sa loge, le filament se déroule et le bouton est introduit dans l'incision pratiquée dans la peau du Poisson. Le fait que l'extrémité proximale du filament s'insère sur le front de la larve, nous amènera à parler d'une fixation frontale du parasite (fig. 30).



Fig. 30.
Larve en mue; passage du stade I au stade II; la fixation est encore frontale. × 95.

Deuxième stade.

Vingt-quatre heures environ après la fixation définitive, la larve copépodite se métamorphose. Cette mue transforme complètement l'anatomie externe de l'animal: les pattes natatoires tombent, la segmentation postérieure disparaît pour être remplacée par une vague annelure externe.

La base du pédoncule d'attache est déplacée et de frontale devient ventrale (fig. 31). Voici comment cette transformation se produit chez *Salmincola mattheyi :* au moment où la larve sort de son exuvie, les Mx_2 viennent pincer la base frontale du pédoncule (fig. 32), la détachent, puis viennent se remettre dans leur position normale tout en gardant le bout du filament collé entre leurs extrémités.



Fig. 31.
Passage du stade I au stade II; fin de la mue; les Mx_2 s'emparent de la base du filament. × 95.

L'épiderme d'un Arthropode étant mou durant les quelques instants qui suivent la mue, nous pouvons expliquer par cette plasticité momentanée la faculté qu'ont eu les Mx_2 de se recourber jusque derrière le bulbe buccal et de se coller si parfaitement au filament.

Il est intéressant de constater que de petites griffes subsistent à l'extrémité des Mx_2, griffes qui réapparaîtront aux mues suivantes et qui se détacheront des exuvies pour rester collées entre le pédoncule et les maxilles.

Voici les caractéristiques de ce deuxième stade copépodite (fig. 31 et 32) : des antennules qui étaient bien développées au premier stade, il ne reste qu'un petit moignon ; les antennes, par contre, n'ont pas changé, non plus que les maxillules ; les mandibules font leur apparition et le bulbe buccal s'est formé. On distingue, comme chez l'adulte, une lèvre inférieure et une supérieure ; la larve est dès lors capable de s'alimenter. Les Mx_2 sont dégradées, elles adhèrent à la partie proximale du pédoncule et sont pourvues de petites griffes ; les maxillipèdes sont aussi dégradés, mais ils permettent encore à la larve de saisir son hôte, quoique les griffes

aient une taille bien diminuée. Le corps est devenu sacciforme; l'extrémité postérieure indivise qui correspond aux quatre derniers segments du premier stade, est encore nettement plus étroite que le céphalothorax.

L'anatomie interne s'est peu modifiée; la gonade n'a pas évolué. On ne peut donc pas encore distinguer les mâles des femelles. L'œil nauplien est encore présent; il n'a pas perdu ses vifs reflets et tout porte à croire qu'il est encore capable de vision; au stade suivant, il commencera à dégénérer, pour disparaître totalement au quatrième stade copépodite. L'intestin est fonctionnel; les réserves vitellines qu'il contenait ont été résorbées. L'espace fronto-dorsal qui renfermait l'appareil de fixation, est occupé maintenant par des masses glandulaires.

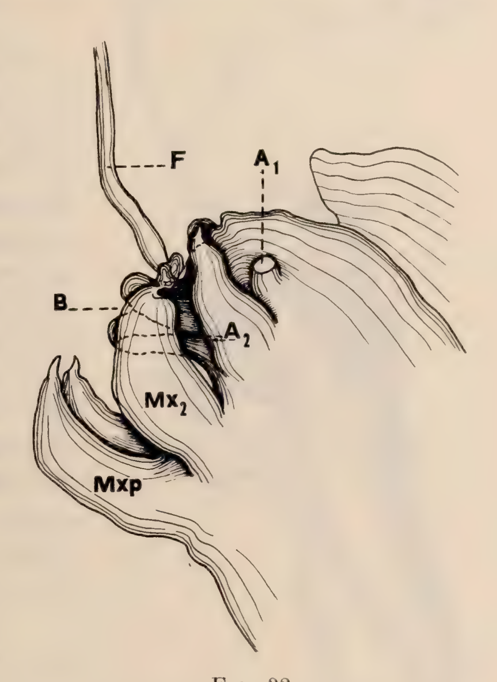


Fig. 32.
Détail de la figure précédente. × 240.

Troisième stade.

Après un jour et demi à deux jours, le deuxième stade copépodite se métamorphose en un troisième stade copépodite qui ne se distingue du précédent que par de petites modifications: les extrémités des A_2 sont bifurquées en deux courtes protubérances portant chacune une épine. A la suite de cette nouvelle mue, les exuvies des griffes maxillaires restent collées par le produit de sécrétion assurant l'adhérence du filament aux maxilles, entre l'extrémité proximale de ce filament et l'extrémité distale des griffes (voir schéma fig. 53). Ce troisième stade copépodite est encore caractérisé par l'élargissement de la partie postérieure du corps, amenant la disparition du rétrécissement observé jusqu'alors en arrière du céphalo-thorax; l'œil nauplien est en dégénérescence, le pigment disparaît et les

cellules qui formaient les deux noyaux visuels se dissocient. La gonade commence à se développer, comme on peut en juger d'après la multiplication des cellules goniales, plus active chez certaines larves que chez d'autres.

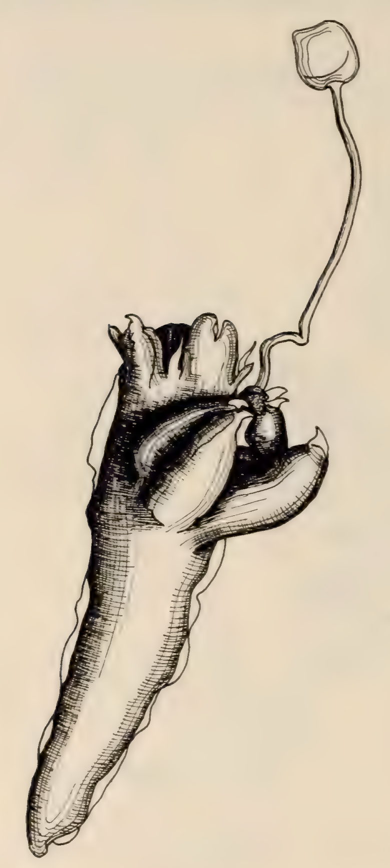


Fig. 33.
Larve au stade IV. × 95.

Quatrième stade.

Une troisième mue fait passer la larve au stade IV (fig. 33). Ce stade se distingue du précédent par la présence de deux paires de fragments d'exuvies collés à l'extrémité des Mx_2 (fig. 34). Extérieurement, toutes les larves sont semblables, mais l'anatomie interne nous apprend que l'on peut, à ce stade, distinguer les mâles des femelles; en effet, chez certaines larves, les cellules goniales se sont multipliées et ont envahi toute la partie postérieure du corps, l'aspect sur coupe étant très semblable à celui qui se présentera au stade VI; ce sont les femelles. Le sexe mâle est caractérisé par des glandes sexuelles nettement délimitées et dont les éléments cellulaires n'envahissent pas la partie postérieure du corps; d'autre part, la différenciation des cellules sexuelles a commencé, ce qui donne à l'organe l'aspect



Fig. 34.
Larve au stade IV; emboîtement des exuvies à la base du pédoncule. × 200.

typique d'un testicule en spermatogénèse, les processus se déroulant dans le sens cranio-caudal. Les grands blastèmes cellulaires postérieurs au sein desquels se développeront les deux canaux déférents et les spermatophores, sont bien indiqués. L'œil nauplien a complètement disparu chez les deux sexes.

Cinquième stade.

Les larves mâles et femelles passent ensuite par un stade V, qui se distingue extérieurement du précédent par la présence d'une troisième paire de mues maxillaires à l'extrémité des Mx_2 (fig. 35) et par l'apparition d'une dent, à la base des griffes maxillipédiques, ébauche de la partie fixe des puissantes pinces qui apparaîtront au stade suivant. Notons qu'à ce stade, les larves atteignent 0,8 à 0,9 mm. de longueur; au cours des quatre mues précédentes elles n'ont donc crû que de 1 à 2/10 de millimètre.

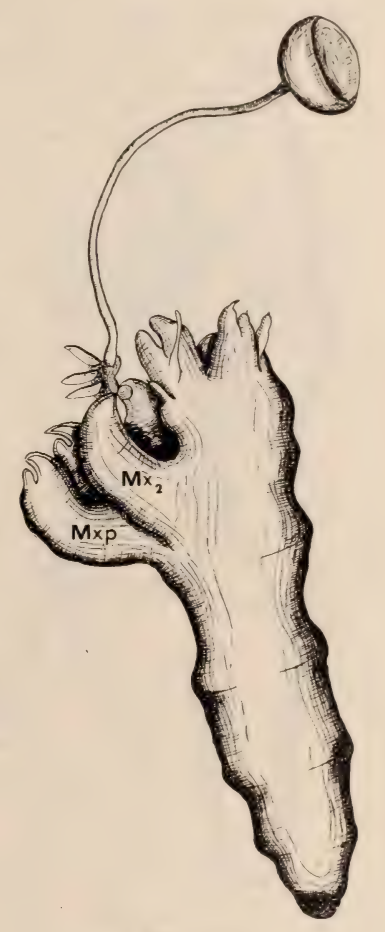


Fig. 35.
Larve au stade V. × 95.

3. La morphologie de la femelle au moment de l'accouplement. Le male adulte. L'accouplement.

La cinquième mue entraîne la différenciation totale des mâles et des femelles; ce sixième stade est définitif pour le mâle et c'est à ce degré de développement que l'accouplement a lieu. La femelle n'atteint sa forme adulte qu'après une sixième métamorphose. Au stade VI, la taille des individus est de 1,1 mm.; dans nos élevages, le stade VI est apparu entre le sixième et le dixième jour, la vitesse du développement dépendant de la température entre les limites

de $+ 4°$ et $+ 15°$. La fixation maxillaire au moyen du pédoncule persiste chez la femelle (fig. 36) et nous pouvons observer, dans la masse qui fait adhérer le filament, quatre paires de fragments d'exuvies maxillaires, ce qui permet de compter facilement le nombre de mues accomplies; il est intéressant de comparer ce phénomène avec celui décrit par F. Zandt chez l'*Achtheres pseudobasanistes:* la sécrétion aux extrémités des Mx_2 est abondante chez ce dernier parasite et les mues des A_2, Md et Mx_1 peuvent y adhérer en plus de celles des Mx_2. L'auteur a pu suivre chez l'*Achtheres* les canaux amenant le liquide qui sera sécrété aux extrémités des Mx_2 et établir qu'ils viennent de la glande fronto-dorsale la plus postérieure. Par contre, chez *Salmincola mattheyi*, nous avons établi que la masse glandulaire fronto-dorsale correspondante a une fonction digestive, car un canal la relie à l'œsophage; en outre, le mâle et la femelle possèdent identiquement la même glande digestive. Alors que nous pouvons définir les glandes digestives et excrétrices par le parcours précis de leurs canaux efférents, il existe par contre des masses glandulaires lobées, d'aspect moins compact, mais histologiquement semblables aux précédentes et qui sont dépourvues de canaux efférents; il est remarquable de constater que ces masses glandulaires lobées sont moins

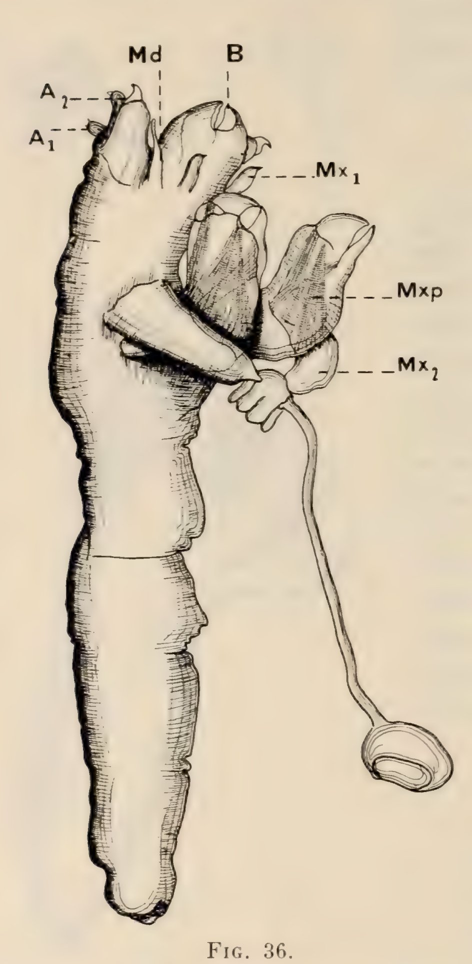
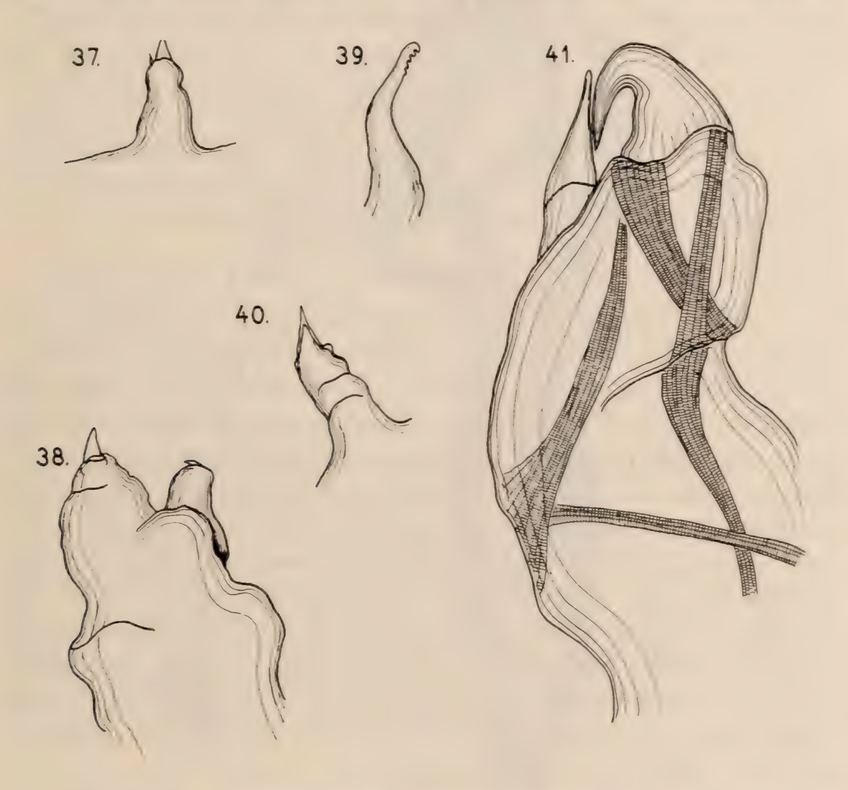


Fig. 36.

Jeune femelle au moment de la fécondation (stade VI). × 95.

abondantes chez le mâle que chez la femelle au stade VI, laquelle en possède un grand nombre: nous attribuerons à ces glandes un rôle dans la sécrétion maxillaire du bouton fixateur définitif; le mâle relâchant sa fixation maxillaire au stade VI ne possède frontalement qu'une paire de ces glandes (GF, fig. 51), d'ailleurs mal définies, que nous pouvons considérer comme des reliquats de la



Appendices de la femelle au stade VI.
Fig. 37: Antennule. — Fig. 38: Antenne. — Fig. 39: Mandibule.
Fig. 40: Maxillule. — Fig. 41: Maxillipède. × 300.

masse sécrétrice ayant fabriqué le pédoncule fixateur; la femelle au stade VI possède frontalement cinq de ces organes glandulaires (GF, fig. 42); trois d'entre eux sont frontaux, le plus antérieur étant impair et représentant, comme chez le mâle, la glande du pédoncule. Plus profondément situées, immédiatement au-dessus des précédentes, il existe encore deux masses sécrétrices, de fonction

indéterminée qui correspondent peut-être aux futures glandes maxillaires.

Si nous comparons maintenant la femelle avec le mâle, nous noterons que, chez celui-ci, les glandes frontales ont fortement dégénéré, alors que chez celle-là elles ont poursuivi leur développement. Il est alors tentant d'expliquer cette différence par le fait que, chez la femelle, ces glandes seront chargées d'élaborer l'appareil définitif de fixation, absent chez le mâle. D'autre part, il faut remarquer que la médiocre quantité de substance agglutinante fournie à l'extrémité des griffes maxillaires durant les dix premiers jours de fixation apparaît insuffisante pour légitimer l'existence d'organes glandulaires aussi volumineux. Il serait donc possible que ces organes jouent en outre un rôle encore indéterminé.

La femelle au moment de l'accouplement.

Chez la femelle, au cours de la cinquième mue, un phénomène de croissance différentielle a fait passer les Mxp en avant des Mx_2 (cf. fig. 35 et 36), et tandis que ces dernières ne se sont pas modifiées, les Mxp sont devenues des pinces puissantes (fig. 41), pourvues d'une musculature assurant leur bon fonctionnement; la femelle utilise ses Mxp pour saisir son hôte, ce qui lui permet d'approcher son extrémité céphalique de la peau du Poisson et de s'alimenter plus facilement; les autres appendices sont peu modifiés: les Mx_1 (fig. 40) sont petites et terminées par une épine; les Md (fig. 39) ont seulement augmenté de taille; les A_2 (fig. 38) sont trapues, formées de deux articles peu différenciés, le plus distal divisé en deux podites terminés chacun par une épine; les A_1 sont restées petites et uniarticulées (fig. 37) et portent deux épines de grandeur différente.

Extérieurement, la partie postérieure du corps présente deux à quatre sillons, de nombre et de situation inconstants, qui donnent au parasite un aspect vaguement annelé. Il est superflu d'ajouter que cette segmentation ne correspond en rien à la structure interne.

Nous pouvons comparer l'anatomie interne de la femelle au stade VI (fig. 42) avec celle de la larve nageuse: l'œil nauplien et son nerf optique, comme nous le savons, ont complètement disparu; il en est de même pour la paire de nerfs frontaux qui allaient probablement innerver l'appareil de fixation logé dans le front de la larve; le ganglion nerveux péri-œsophagien ne donne plus naissance

qu'à un nombre réduit de nerfs principaux: antérieurement à trois paires, ventralement à la paire maxillipédique et à la paire

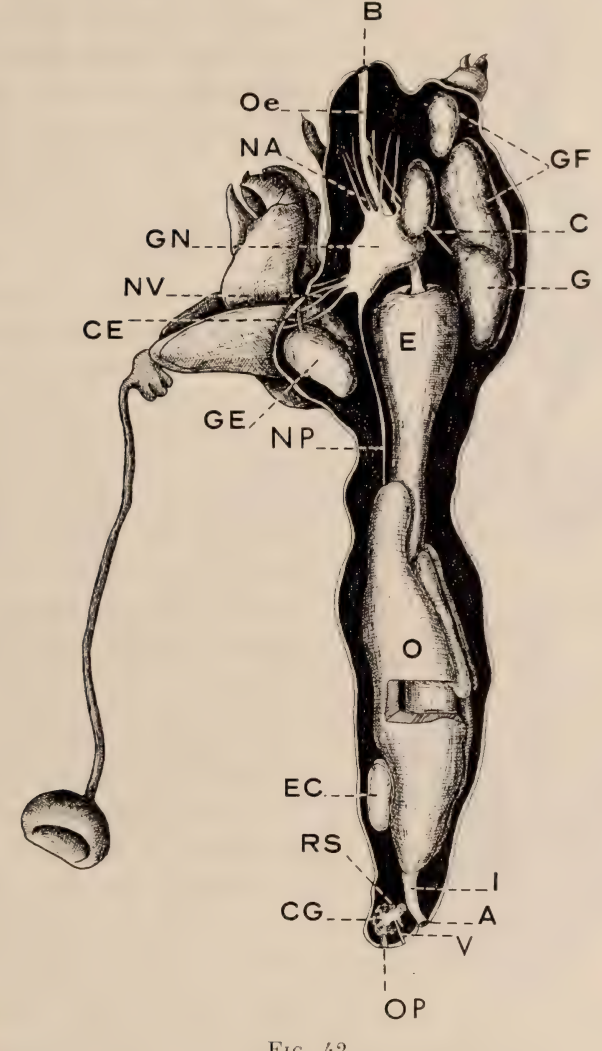


Fig. 42
Femelle au stade VI: anatomie interne. × 95.

maxillaire, postérieurement enfin au nerf ventral impair. La glande maxillaire fronto-dorsale s'est considérablement développée; en avant de cette dernière glande, sous le front, on distingue une glande

bilobée, dont le canal débouche dans l'œsophage, et que nous qualifierons de digestive; au niveau des Mxp, nous retrouvons les deux glandes excrétrices avec leurs canaux qui atteignent l'extérieur en avant de la base des Mxp. De chaque côté du ganglion périœsophagien est placée une glande dont nous ne sommes pas en mesure de définir la fonction; peut-être joue-t-elle un rôle dans la sécrétion maxillaire. L'appareil digestif ressemble déjà fortement à celui de l'adulte; il se compose d'un œsophage, d'un estomac et d'un intestin, dont la structure est identique à celle de l'adulte; la limite entre l'estomac et l'intestin est marquée extérieurement par un étranglement à mi-longueur du corps. L'appareil génital n'a pas encore atteint son complet développement, ce qui n'empêche pas la femelle de s'accoupler à ce stade-là. Entre l'intestin et la paroi dorsale du corps sont placées de chaque côté les ébauches des glandes cémentaires. Les ovaires occupent tout l'espace libre; la gonade à ce stade ne renferme que des ovogonies. A l'extrémité postérieure du corps, l'appareil génital est prêt à fonctionner; le carrefour génital, l'orifice de ponte, le réceptacle séminal impair et les deux courts vagins qui relient ce dernier à l'extérieur, ont atteint leur complet développement.

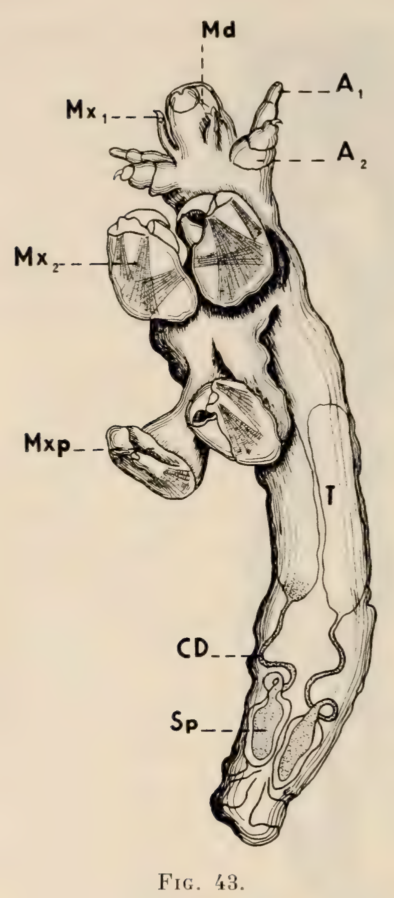
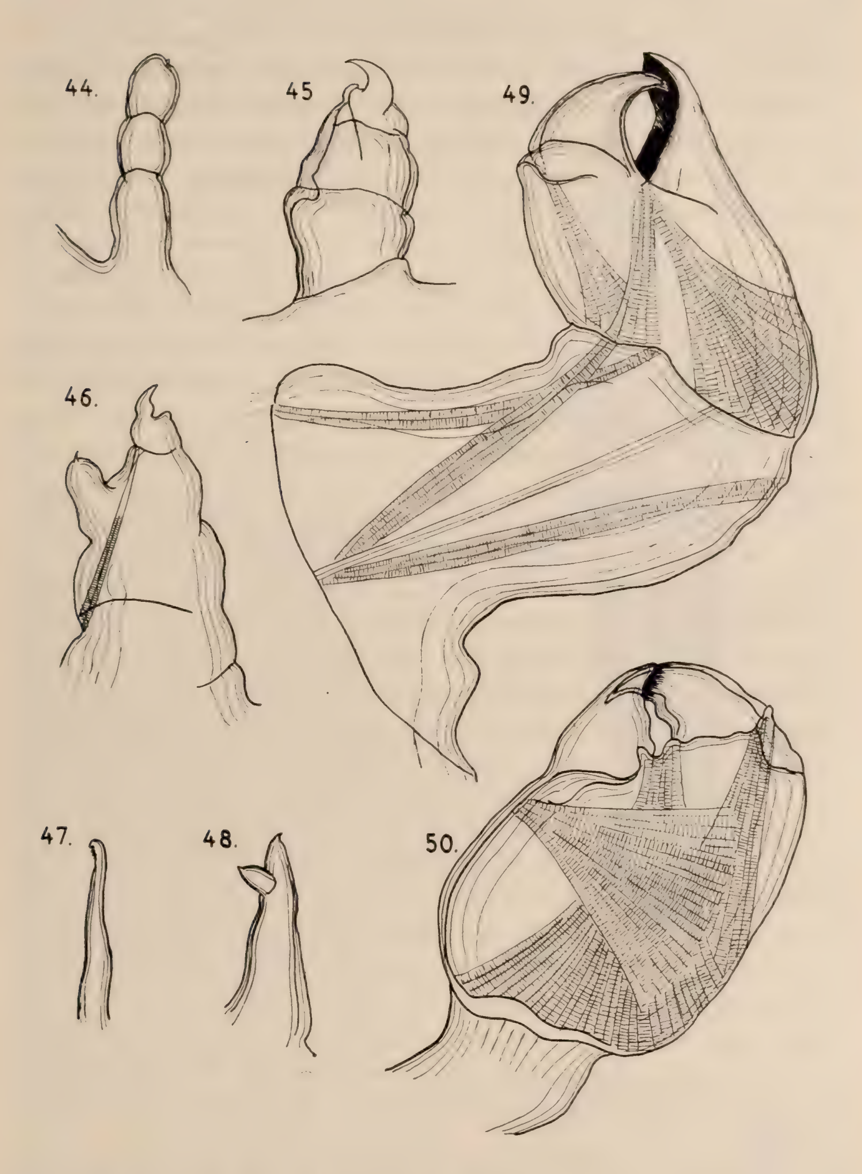


Fig. 43.
Mâle. × 95.

Le mâle au stade VI.

Le mâle est définitivement constitué (fig. 43); il a relâché sa fixation maxillaire et retrouvé sa mobilité; après la métamorphose,



Appendices du mâle.

Fig. 44: Antennule. — Fig. 45: Antenne gauche; vue dorsale.
Fig. 46: Antenne gauche; vue latéro-ventrale. — Fig. 47: Mandibule.
Fig. 48: Maxillule. — Fig. 49: Maxille. — Fig. 50: Maxillipède. × 300.

la taille est identique chez les deux sexes (1,1 mm.); mais tandis que la femelle continue à croître, le mâle, lui, ne grandit plus; il a atteint son complet développement en même temps que sa maturité sexuelle. Alors qu'il avait subi à la première mue la dégradation de tous ses organes de relation devenus inutiles, le mâle retrouve à sa cinquième mue des organes qui le préparent à la vie libre: les A_1 (fig. 44) sont à trois articles, dont la longueur relativement grande permet de distinguer à première vue les mâles des femelles; les A_2 (fig. 45 et 46) sont biarticulées, leur extrémité est bifide et chacun des podites porte une épine, les Md (fig. 47) et le bulbe buccal sont semblables à ceux de la femelle au même stade; les Mx_1 par contre sont bifides (fig. 48); la paire de Mx_2 (fig. 49) et la paire de Mxp (fig. 50) sont organisées en puissants organes de préhension; ce sont des pinces perfectionnées, formées d'une branche fixe et d'une mobile; les deux branches des Mxp sont pleines, tranchantes, et se croisent en se fermant, tandis que la partie mobile de la pince maxillipédique s'emboîte dans la partie fixe; un jeu perfectionné de muscles actionne ces pinces et les appendices qui les portent; les Mxp et les Mx_2 sont les membres locomoteurs qui permettent au mâle de se déplacer sur son hôte; la marche s'effectue comme suit: les appendices de la même paire effectuent toujours simultanément le même mouvement; le déplacement est lent; de temps à autre, un pas; de ses Mxp, l'animal va saisir la peau en avant, puis lentement relâche sa fixation maxillaire, amène ses Mx_2 près des Mxp et ainsi de suite; le *Salmincola* se cramponne toujours solidement au moyen de la paire qu'il vient de déplacer; si l'on tente de détacher le parasite de son hôte, on ne peut éviter le déchirement soit des Mx_2, soit des Mxp. Le mâle se déplace d'environ 1 cm. en vingt-quatre heures, avec une allure qui évoque celle des Poux; s'il suit une arête, son déplacement est rectiligne, par exemple sur le bord d'une nageoire ou dans l'angle que forme la nageoire dorsale avec le dos; s'il se déplace sur une surface homogène, par exemple sur le flanc du Poisson, il change constamment de direction et ne fait que peu de chemin.

Abstraction faite de l'appareil sexuel et des glandes frontales dont nous avons parlé plus haut, l'anatomie interne est très semblable à celle de la femelle. L'appareil sexuel (fig. 51) occupe toute la moitié postérieure du corps; sa constitution est simple:

deux testicules s'allongent de chaque côté de l'intestin; leur longueur atteint le quart de celle du corps. Sur une coupe, on peut suivre, d'avant en arrière, les différents stades de la spermatogénèse; la partie postérieure du testicule contient donc les spermatozoïdes, qui vont être évacués par un des deux canaux déférents. Ces canaux déférents pairs forment une boucle à leur extrémité postérieure; les spermatozoïdes sont ensuite accumulés dans deux réservoirs à parois épaisses et chitineuses qui sont les spermatophores.

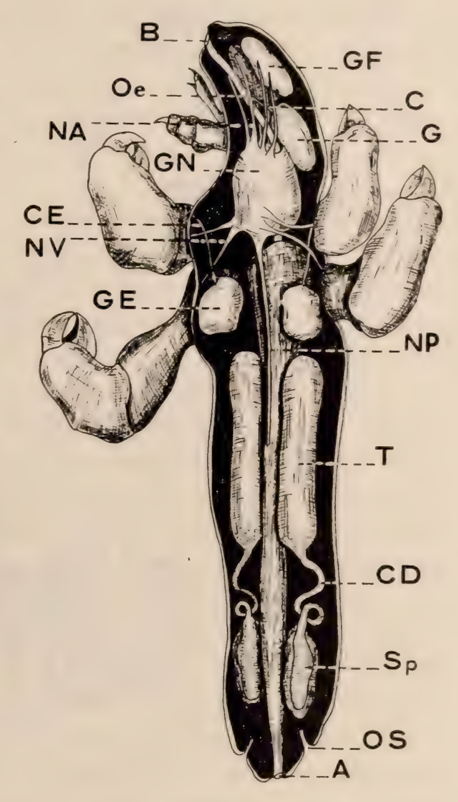


Fig. 51.
Mâle; anatomie interne. × 95.

L'accouplement.

Quelques heures après avoir accompli la cinquième mue, mâles et femelles sont prêts à copuler. Sitôt libérés de leur fixation pédonculaire, les mâles commencent à se déplacer lentement tout en rongeant la peau de leur hôte. S'ils se trouvent dans le voisinage immédiat d'une femelle, ils s'en approchent et s'apprêtent à la féconder. Expérimentalement, nous avons constaté que des femelles que le hasard avait placées à proximité des mâles sont toujours fécondées, tandis que des femelles fixées à quelques centimètres d'un endroit où se trouvent des mâles, ou isolées sur une nageoire, resteront vierges. Nous avons observé le processus de l'accouplement sur un alevin d'Omble infesté par trois mâles et deux femelles de *Salmincola mattheyi;* les parasites étaient disposés de la façon suivante:

2 femelles entre les nageoires ventrales;
1 mâle entre les nageoires pectorales;
1 mâle à la base de la nageoire dorsale;
1 mâle à la base de la nageoire anale.



Fig. 52.
L'accouplement. × 65.

Nous avons attendu durant une matinée entière, contrôlant les allées et venues des mâles; mais après ce laps de temps, rien ne s'étant produit, nous avons découpé et prélevé près de la nageoire dorsale le petit morceau de peau qui portait un mâle, et nous l'avons mis à proximité d'une femelle; le mâle s'approcha d'elle,

la saisit et alla se placer en position d'accouplement (fig. 52 et pl. 1, fig. 2), en se cramponnant à l'aide de ses Mx_2 sur la partie postérieure de sa partenaire; ainsi installé, le mâle se mit à palper le dernier segment du corps de la femelle avec ses appendices buccaux, puis il recourba son abdomen jusqu'à le faire passer entre ses Mx_2, répéta rythmiquement ce mouvement, comme s'il frottait l'extrémité de son abdomen entre ses deux Mx_2; après quelques instants, il se redressa, puis recommença son manège; après une dizaine de minutes, les spermatophores furent éjaculés et mis en place, le mâle quitta la femelle, regagna la peau du Poisson qu'il recommença à ronger. Observée au microcope une fois fixée, cette femelle avait bien été fécondée.

J'ai pu observer une fois un mâle isolé de toute femelle et qui frottait l'extrémité de son abdomen entre ses Mx_2. Comme il n'y a pas de copulation proprement dite entre mâle et femelle, mais seulement dépôt des deux spermatophores sur le dernier segment de celle-ci, il ne serait pas impossible qu'un mâle qui n'a pas trouvé de femelle provoquât l'éjaculation de ses spermatophores.

Lors de la fécondation normale, le mâle évacue donc entre ses Mx_2 ses spermatophores et les colle sur les orifices des deux vagins, auxquels ils sont toujours exactement abouchés; le contenu des spermatophores se déverse dans les voies sexuelles femelles et les spermatozoïdes vont s'emmagasiner à l'intérieur du réceptacle séminal impair où ils attendent la maturité des œufs; les coques vides des deux spermatophores adhèrent aux orifices vaginaux de la femelle durant toute sa vie et sur les femelles adultes de *S. mattheyi* capturées dans la nature, on ne trouve jamais plus de deux de ces coques; c'est sur cette constatation que nous basons notre hypothèse que les femelles ne s'accouplent qu'une fois en leur vie. Par contre, N. Fasten qui a étudié la biologie de *Salmincola edwardsii*, a observé sur les femelles de ce parasite jusqu'à six coques de spermatophores adhérant au dernier segment et il en a conclu que les femelles s'accouplaient en tout cas trois fois. Dans notre cas, l'accouplement a lieu au stade VI: les mâles meurent de un à trois jours après, tandis que quelques jours plus tard, les femelles se métamorphosent une sixième fois; c'est au cours de ce septième stade qu'elles acquerront leur complet développement. Si nous considérons les différences qui se présentent entre les femelles du stade VI et celles du stade VII et si nous insistons sur le fait qu'au moment de la

fécondation l'appareil sexuel femelle est encore en grande partie à l'état d'ébauche, nous pouvons dire que le stade VI, définitif pour le mâle, est encore un stade larvaire en ce qui concerne la femelle.

* * *

Il ne nous a malheureusement pas été possible d'assister à la dernière mue de la femelle; d'après quelques constatations préliminaires, interrompues par les événements de cette fin d'année 1939, il nous a seulement été possible d'établir que cette mue se produit entre le sixième et le vingt-cinquième jour après la fécondation. La transformation la plus frappante que nous présente le stade VII (pl. 1, fig. 1), est celle de l'organe maxillaire de fixation: les Mx_2 s'allongent, se développent, et le pédoncule qui les termine se transforme en un grand bouton de fixation. F. ZANDT décrit cette métamorphose de l'appareil fixateur chez l'*Achtheres pseudobasanistes* où la formation du disque commence après la sixième mue: « findet eine Massenausscheidung von Sekret in der ganzen Länge des Haftfadens durch Poren statt; dieses erstarrt in dem umgebenden Wasser rasch. Die lotrechte Richtung des Sekretflusses zu der Richtung des Haftfadens lässt sich leicht an der erstarrten Masse feststellen. »

Parallèlement, nous pourrions conjecturer des faits semblables chez *Salmincola mattheyi:* la sécrétion des masses glandulaires frontales sortirait à l'extrémité des Mx_2 et de là serait injectée sous l'épiderme du Poisson. Il nous semble peu probable que le pédoncule primitif puisse servir de canal au liquide, car la base de cet organe est séparée de l'extrémité distale des Mx_2 par la série des mues larvaires emboîtées; d'autre part, je n'ai pu retrouver, dans les parois du pédoncule, les pores qui, d'après ZANDT les cribleraient et par lesquels le liquide sécrété pourrait être évacué et venir enrober d'une masse visqueuse l'axe que formerait ainsi le filament fixateur. A mon sens, le passage de l'appareil larvaire à l'appareil définitif est très difficile à comprendre et si l'explication ingénieuse proposée par ZANDT chez l'*A. pseudobasanistes* est exacte, je dois dire que je n'ai pu la vérifier dans tous ses détails chez *S. mattheyi.* J'ai d'ailleurs fait quelques constatations, malheureusement trop peu nombreuses pour me donner une certitude, mais qui suggèrent un tout autre mécanisme: j'ai vu en effet une femelle de dix jours qui avait rompu sa

fixation maxillaire et se déplaçait sur la peau de son hôte. On pourrait supposer qu'il s'agit là d'un processus général et que la fixation définitive interviendrait après relâchement de la fixation larvaire. La femelle, dans cette hypothèse, se cramponnerait à son hôte au moyen de ses Mxp, et, enfonçant alors ses Mx_2 sous l'épiderme, construirait le bouton fixateur définitif directement sous la peau du Poisson. Rappelons à ce propos que le bouton est fait d'une substance souple et plastique et qu'il est divisé en deux cavités par une cloison (fig. 1 et 2), chacune d'entre-elles étant en rapport avec un bras maxillaire. Il est intéressant de constater que la longueur du bouton de fixation (1,5 mm.) est double de celle du pédoncule primitif (0,7 mm.). En passant du stade VI au stade VII, l'appareil fixateur n'est pas seul à se modifier, puisque tous les appendices se transforment, à l'exception pourtant des mandibules. Nous ne reviendrons pas sur la description de la femelle au stade VII, ou femelle adulte, car nous lui avons déjà consacré un chapitre spécial.

Quelle est la durée de la vie des *Salmincola* ? A cette question nous avons pu, en ce qui concerne le mâle, répondre d'une manière précise: la mort suit de près l'accouplement, ce qui nous permet d'évaluer à quelques jours l'existence du mâle. Il est beaucoup plus difficile de fixer la longévité des individus femelles. J'ai cependant fait quelques observations qui apportent une solution, partielle tout au moins, au problème posé. Un Omble, infesté au Laboratoire, a survécu un mois; ce Poisson était porteur d'une femelle dont la taille, lorsque mourut son hôte, était encore bien inférieure à celle de l'adulte (pl. 1, fig. 1). Chez un autre Omble, porteur lors de sa capture d'une femelle adulte pourvue de sacs ovigères, la survie au laboratoire fut encore d'un mois; or, la déhiscence des sacs n'avait pas encore eu lieu. D'autre part, l'examen de la cavité abdominale des parasites montre que des femelles, porteuses de sacs ovigères, peuvent renfermer: soit des jeunes cordons ovariens riches en ovogonies, soit de gros ovules en formation, soit enfin de rares ovules disséminés. Ces faits rendent très possible l'hypothèse de deux pontes successives, et ce d'autant plus que le réceptacle séminal, vide dans le troisième cas, renfermait de nombreux spermatozoïdes dans les deux premiers.

Nous pouvons déduire de ces observations que l'incubation des œufs dure plus d'un mois, qu'il y a au moins deux pontes succes-

sives et que les premiers sacs ovigères apparaissent plus d'un mois après la fixation de la larve sur son hôte. La durée de la vie serait donc de trois mois au moins, probablement de quatre à cinq en réalité.

A la suite de cette étude, nous pouvons résumer le cycle évolutif complet de *Salmincola mattheyi* et le comparer avec celui que Zandt a décrit chez *Achtheres pseudobasanistes:*

Salmincola mattheyi.	*Achteres pseudobasanistes.*
Stade I libre, puis fixation pédonculaire frontale.	Stade I libre, puis fixation pédonculaire frontale.
Stade II, fixation pédonculaire par les Mx_2.	Stade II, fixation frontale.
Stade III, idem.	Stade III, fixation pédonculaire par les Mx_2.
Stade IV, idem.	Stade IV, idem.
Stade V, idem.	Stade V, idem.
Stade VI, différenciation des sexes; les ♀♀ ont conservé la même fixation, les ♂♂ ont retrouvé leur liberté et meurent après l'accouplement.	Stade VI, idem, différenciation des sexes.
Stade VII, ♀♀ adultes; fixation par les Mx_2, au moyen d'un bouton.	Stade VII, ♂♂ mûrs et libres, fixation des ♀♀ inchangée.

L'accouplement au stade VI est caractéristique de notre espèce; la petitesse des parasites à ce stade nous explique le fait que dans de nombreuses espèces se rattachant à la famille des *Lernaeopodidae*, les mâles, difficiles à découvrir, sont encore inconnus; nous n'avons pas eu le bonheur d'en trouver un seul, sur quelques 300 Ombles-Chevaliers observés. Si nous songeons à la durée relative de la vie dans les deux sexes, la chance de trouver un mâle est extrêmement faible, et ceci d'autant plus qu'ils ne mesurent qu'un millimètre environ, qu'ils sont translucides et qu'ils peuvent se détacher du Poisson au cours de la manipulation, si méticuleuse que puisse être cette dernière.

4. La biologie larvaire.

Les conditions de vie de *S. mattheyi* sont liées à celles de l'Omble chevalier qu'il parasite: dans le Léman, l'Omble est un Poisson des grands fonds qui ne remonte qu'exceptionnellement au-dessus de 30 mètres; d'après les observations des pêcheurs, et comme nous l'avons déjà mentionné, il est toujours localisé entre 30 et 100 mètres. Dans ces zones, la température de l'eau est basse, variant entre

+5° et +11°; l'obscurité est pratiquement totale au-dessous de 40 mètres. Cette localisation de l'Omble dans les eaux profondes doit s'expliquer en partie par l'énergique phototactisme

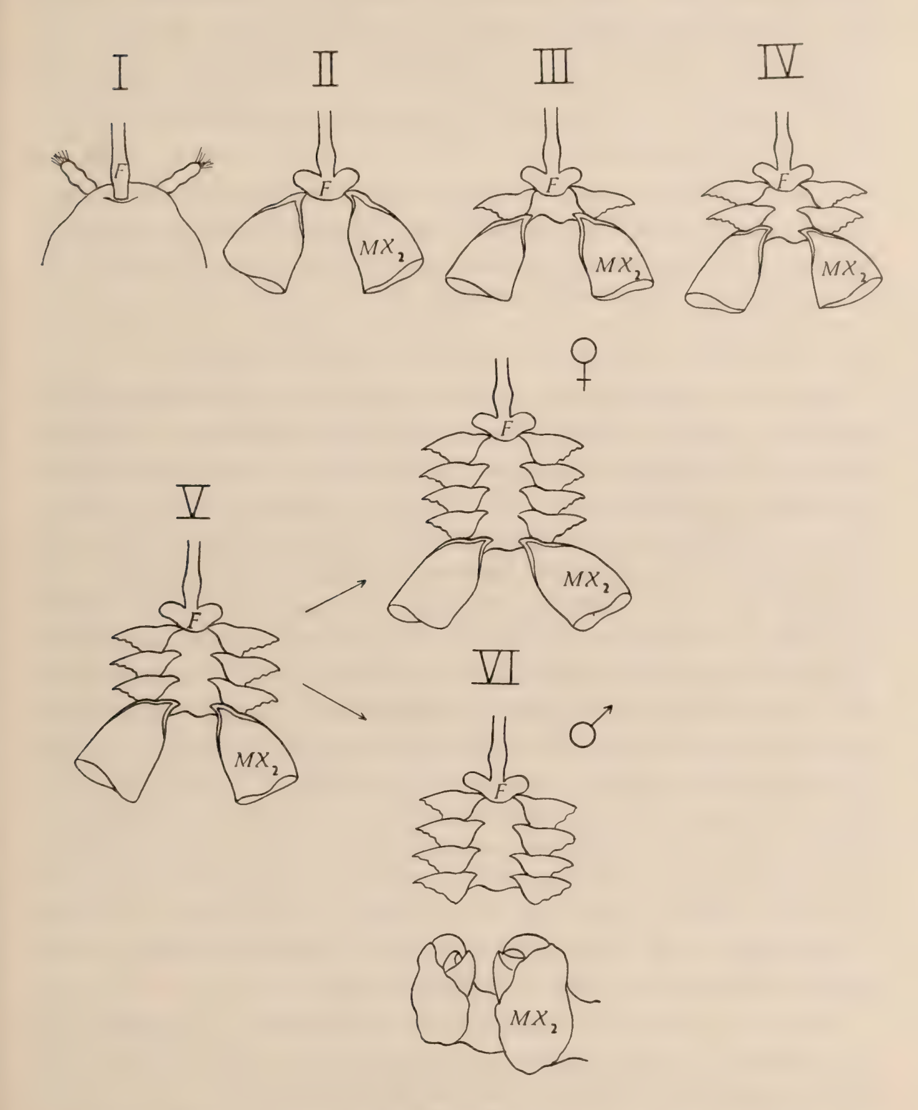


Fig. 53.

Schéma montrant les rapports de l'extrémité distale des Mx_2 avec la partie basale du filament fixateur, au cours de l'évolution larvaire et dans les deux sexes. Remarquer l'emboîtement des exuvies.

négatif que ces Poissons présentent et qu'il est facile de mettre en évidence en abandonnant à la surface du lac des alevins jusqu'alors élevés à la lumière. Ces jeunes Ombles descendent directement vers le fond. Or, le parasite, sous sa forme infestante, étant au contraire doué d'un phototactisme positif énergique qui tendrait à l'éloigner de l'hôte, il ne pourrait se reproduire dans les eaux éclairées (cf. p. 45). Il est fort possible que ces considérations donnent une explication tout au moins partielle de la spécificité parasitaire de notre Copépode.

Pour réunir les faits sur lesquels nous avons basé notre étude, la reconstitution du cycle évolutif du parasite au laboratoire a été nécessaire, et nos techniques finirent par tendre à la reproduction plus ou moins fidèle des conditions du milieu naturel.

Les conditions de l'éclosion.

Nous ne reviendrons pas sur la description de l'éclosion proprement dite que nous avons déjà traitée dans le précédent chapitre, mais nous parlerons seulement des conditions biologiques indispensables à ce phénomène. Pour obtenir l'éclosion d'œufs au laboratoire, on choisit des femelles fraîches de *S. mattheyi* portant des sacs ovigères mûrs, qu'on reconnaît à leur teinte grisâtre. On détache ces sacs en les coupant au ras du corps. Il faut faire attention de ne pas entailler la membrane du sac, car l'eau pénètre alors à l'intérieur; les œufs se gonflent par osmose avant terme et peuvent être considérés comme perdus. La réussite de l'incubation dépend avant tout de la température à laquelle on opère: en hiver, durant les mois de novembre, décembre, janvier, février et mars, la technique est simple: les sacs ovigères sont placés dans des cristallisoirs remplis d'eau qu'on installe en plein air, dans un endroit à l'abri du vent, du soleil et du gel; on obtient ainsi facilement une température de +4° à +12°; si des poussières s'accumulent dans les cristallisoirs, il est préférable de changer fréquemment l'eau, afin d'obtenir des larves dans un milieu propre.

Après une durée qui varie suivant le degré de maturité, les œufs éclosent; mais si après une quinzaine de jours l'éclosion ne s'est pas produite, c'est que les sacs étaient trop jeunes; l'incubation de tels sacs aboutit régulièrement à un échec. Il est intéressant de remarquer, que les deux sacs ovigères de la même femelle, placés dans les mêmes conditions de température, éclosent en

même temps. Les larves ainsi obtenues sont très agiles et vivent environ vingt-quatre heures. Dès les beaux jours du mois d'avril, la température s'élève déjà trop, les œufs n'éclosent plus. Nous avons alors essayé de mettre les sacs ovigères à l'eau courante ou dans un cristallisoir refroidi par un courant d'eau; mais la température de l'eau de Lausanne étant à cette saison de 14°, les résultats furent médiocres. Nous avons obtenu de temps à autre une éclosion, mais les larves produites sont peu agiles, vivent quelques heures seulement et sont trop faibles pour se fixer sur un Omble. Nous avons aussi essayé de mettre incuber nos sacs ovigères dans une armoire frigorifique; les résultats ne furent pas brillants. Une basse température (0 à + 3°) augmente par trop la durée d'incubation, les embryons meurent pour la plupart et les larves qui naissent sont faibles. Ne pouvant disposer en été d'une température constante entre + 4° et + 11°, et pour éviter de construire un appareil qui m'aurait donné ces températures mais qui aurait été difficile à mettre au point, je me suis décidé à poursuivre mes essais dans le milieu naturel de *Salmincola mattheyi*, c'est-à-dire au fond du lac. Cette technique me prit beaucoup de temps, mais d'excellents résultats me récompensèrent. Voici comment j'ai procédé: au large de Rolle, près de la station de pêche des Ombles, j'ai ancré une bouée et sur le filin de 40 mètres reliant le corps mort à l'indicateur flottant de la surface, j'attachais par 30 mètres de fond des éprouvettes, fermées avec de l'organdi, et qui contenaient des sacs ovigères à incuber; afin de ne pas laisser échapper une éclosion, chaque matin et chaque soir, alors qu'une fraîcheur relative règne sur le lac, j'allais remonter à la surface ma « station d'élevage »; les larves ainsi obtenues sont robustes; conservées une nuit à la glace dans un thermos elles demeurent très agiles le lendemain et capables de se fixer sur un Omble; nous avons pu déterminer par cette méthode que les larves vivent trois jours au fond du lac, alors qu'au laboratoire, dans les mêmes conditions de température, nous n'avons jamais pu les garder vivantes plus de vingt-quatre heures.

Le Phototactisme.

Comme nous l'avons déjà mentionné, les larves nageuses sont douées d'un phototropisme si énergique, qu'en milieu éclairé, elles n'obéissent qu'aux excitations lumineuses.

Nous avons procédé sur ce point à des expériences simples, mais qui n'en sont pas moins démonstratives. Voici la technique: nous avons pris un tube de verre de 15 cm. sur 1,5 cm. de diamètre, rendu opaque sur toute sa longueur, les deux extrémités restant seules transparentes; nous avons introduit des larves nageuses très agiles dans l'eau de ce tube; en l'immergeant fréquemment dans de la glace fondante, nous maintenons les larves à leur température optimale. Remarquons qu'à température trop élevée (au-dessus de 11°) les larves deviennent indifférentes aux excitations lumineuses, que leurs mouvements se ralentissent et que la mort s'en suit si cet état se prolonge. Notre méthode empirique consiste à amener, par l'action de la lumière blanche, toutes les larves à une extrémité du tube. Si nous transportons ce dernier à l'obscurité, les larves ainsi groupées mettent trois à quatre minutes pour se répandre uniformément dans toute sa longueur, tandis que si nous éclairons maintenant uniquement son autre extrémité, toutes les larves le traversent et viennent se réunir vers la partie éclairée. Nous avons observé les réactions des larves pour différentes gammes chromatiques: les larves sont premièrement amenées à une extrémité du tube au moyen de lumière blanche, puis nous observons si une autre radiation est capable de les faire traverser le tube. Nous n'avons pu, faute d'un équipement suffisant, donner à ces observations la précision exigée pour des mesures physiques: d'une façon générale, la lumière blanche est plus active que les radiations monochromatiques, parmi lesquelles l'effet le plus intense est obtenu avec les courtes longueurs d'ondes: les larves, excitables, par le bleu, le vert, le jaune et l'orangé, ne réagissent plus au rouge.

Ces indications, d'ordre purement qualitatif, ne tiennent pas compte de l'intensité lumineuse; j'ai dû travailler avec une instrumentation de fortune: lampes et écrans colorés, dont les caractéristiques physiques n'étaient pas définies. Cependant, certaines observations montrent clairement que l'importance de la longueur d'onde est plus grande que celle de l'intensité; celle-ci, singulièrement un verre de cobalt épais, ne laissant filtrer que peu de lumière, agit aussi énergiquement sur les larves que l'illumination, relativement brillante, issue d'une lampe jaune. Je me réserve d'ailleurs de reprendre ces recherches dès que je pourrai disposer de l'outillage nécessaire. Je ferai encore remarquer que dans

les profondeurs du lac où vivent l'Omble et son hôte, l'énergie lumineuse est très faible et limitée précisément à ces radiations de courtes longueurs d'ondes, auxquelles les larves de *Salmincola mattheyi* sont sensibles. Puisque à la profondeur où évoluent nos parasites, la fixation n'est pas influencée par le phototactisme, il faut admettre que l'intensité lumineuse est déjà si affaiblie qu'elle se trouve en dessous du seuil de perception.

Fasten a constaté chez la larve infestante de *Salmincola edwarsii* un phototropisme positif pour une forte intensité lumineuse seulement et a basé sur cette constatation un ingénieux procédé pour lutter contre l'infection des viviers à truites par ce parasite: il éclaire à la lampe à arc et récolte au moyen d'un filet de gaze les larves attirées à la surface. Une autre larve infestante de *Lernaeopodidae* très phototropique est celle de l'*Achtheres pseudobasanistes*, citée par Zandt.

L'infestation.

En raison de leur phototropisme, les larves, dans les conditions expérimentales, ne vont se fixer sur leur hôte que dans une obscurité pratiquement profonde : la technique d'infestation consiste de nouveau à placer le parasite et son hôte dans un milieu semblable au milieu naturel. Nous avons introduit à l'obscurité des larves nageuses dans un bac de deux à trois litres d'eau contenant un Omble. La température de cette eau est maintenue basse en ajoutant de la glace ou en plaçant le bac dans un frigorifique; après cinq ou six heures, la majorité des larves étant fixées sur leur hôte et ne risquant plus d'être entraînées, nous rendons au Poisson l'eau courante indispensable. Mais, comme j'ai pu le constater, les larves déjà fixées sont encore capables d'obéir à leur phototropisme et de relâcher leur fixation, tant qu'elles ne sont pas métamorphosées en deuxième stade copépodite, ce qui correspond à la perte des appendices natatoires; nous devons alors, par mesure de sécurité, maintenir le Poisson infesté pendant deux jours à l'obscurité.

Il est intéressant de constater la répartition des larves fixées sur tout le corps du Poisson; au début de la fixation, elle est très uniforme, puis de jour en jour disparaissent les larves fixées sur les parties du corps de l'hôte les plus exposées aux frottements avec les parois de l'aquarium, de sorte qu'après cinq ou six jours,

des larves ne s'observent plus que sur les nageoires pectorales, sur la partie des opercules protégée par ces nageoires, sur le dos et sur les nageoires dorsales et ventrales. Lors de la capture des *Salmincola mattheyi* sur les Ombles du Léman, nous avons établi la répartition (fig. 54) moyenne des parasites à la surface du corps; la statistique obtenue se rapproche de la précédente, mais, en aqua-

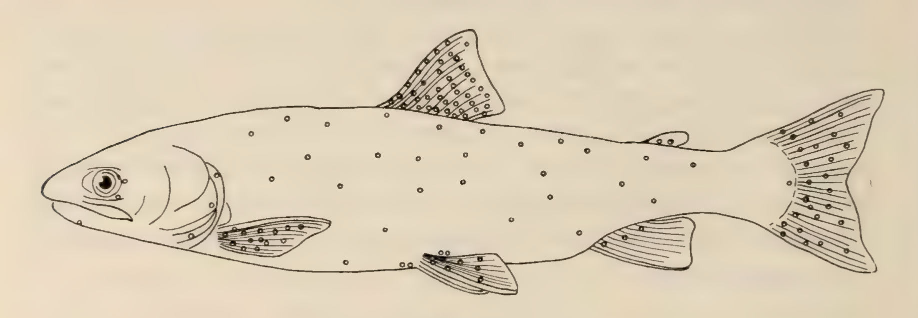


FIG. 54.
Schéma représentant la répartition moyenne des parasites sur l'Omble.

rium, la partie caudale du poisson est en perpétuel frottement avec les parois, ce qui la débarrasse de ses larves; dans la nature, les *Salmincola* abondent autant sur la queue que sur les autres nageoires; les flancs et la tête sont par contre beaucoup moins parasités que les nageoires et la zone périphérique qui les porte.

Nous avons infesté des Ombles de 20 à 25 cm. et des alevins d'Ombles. Pour prélever les parasites à différents âges chez l'hôte adulte, nous devions couper, chez le Poisson vivant, le fragment de nageoire porteur de larves, tandis qu'en opérant avec des séries d'alevins, il nous suffisait de fixer tout entier l'alevin infesté. Grâce à ces diverses techniques, nous avons pu observer le développement dans les 15 premiers jours.

Nous nous sommes ensuite demandé si notre Copépode parasite était spécifique de l'Omble-Chevalier et pour trancher la question, nous avons essayé de le mettre en présence d'autres espèces de Poissons; nous avons réussi à infester très facilement des *Trutta fario* L. de 10 cm., qui ont malheureusement péri quelques jours après l'infestation; cependant nous avons ainsi appris que *Salmincola mattheyi* se développe normalement sur la Truite jusqu'au stade V. Il est curieux de constater l'extrême sensibilité de la Truite

aux petites lésions cutanées provoquées par la fixation du parasite. Nous sommes en effet enclins à croire que ces Poissons sont morts directement des suites de l'infestation, car les témoins vivent très longtemps au laboratoire. Si dans la nature, *S. mattheyi* ne se rencontre pas sur la Truite, c'est que cette dernière habite des eaux éclairées, condition fatale à la transmission de notre parasite.

Nous avons essayé en vain d'infester un représentant des *Percidae*, *Perca fluviatilis*, et un représentant des *Cyprinidae*, *Phoxinus laevis;* nous n'avons pu obtenir la fixation de larves infestantes sur ces espèces.

Nous avons l'intention de revenir prochainement sur cet intéressant problème de la spécificité parasitaire.

CONCLUSIONS

Je terminerai ce travail par un bref résumé de mes recherches.

Sur les Ombles-chevaliers du Léman, se rencontre très fréquemment un Copépode cuticole, qui, chose étrange, n'avait jamais été décrit jusqu'ici. En dehors de caractères morphologiques bien nets, l'espèce que j'ai nommée *Salmincola mattheyi*, se distingue de tous ses congénères par le fait qu'il ne se fixe jamais sur les branchies, mais uniquement sur la peau et les nageoires de son hôte.

J'ai pu suivre le développement de cet animal et obtenir au laboratoire l'infestation expérimentale de l'Omble. De l'œuf sort la larve copépodite nageuse qui se fixe sur son hôte au moyen d'un appareil lequel est frontal tout d'abord, puis maxillaire. La femelle demeure définitivement reliée à son hôte, alors que le mâle reprend sa liberté. Au bout de dix jours, la détermination sexuelle est accomplie et la copulation a lieu, acte auquel le mâle ne survivra que peu d'heures. La femelle, au contraire, subsiste plusieurs mois.

Le développement est accompagné de mues dont j'ai pu établir le nombre et la durée exacte, pour les deux sexes. J'ai pu enfin décrire avec beaucoup de précision l'organisation du parasite à tous les stades de son existence.

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

A	Anus.
A_1	Antennule.
A_2	Antenne.
B	Bulbe buccal.
BF	Bouton fixateur.
C	Canal efférent de la glande sécrétrice G.
CD	Canal déférent.
CE	Canal excréteur maxillipédique.
CG	Carrefour génital.
E	Estomac.
EC	Ebauche des canaux génitaux.
F	Filament fixateur.
FC	Fossette ciliée.
G	Glande sécrétrice œsophagienne.
GC	Glande cémentaire.
GE	Glande maxillipédique excrétrice.
GF	Glande frontale.
GN	Ganglion nerveux périœsophagien.
GO	Gonade.
GS	Glande sécrétrice du filament.
I	Intestin.
LI	Lèvre inférieure.
LS	Lèvre supérieure.
M	Muscles stomacho-pariétaux.
Me	Membrane frontale.
Md	Mandibule.
MG	Masse glandulaire.
Mx_1	Première maxille.
Mx_2	Deuxième maxille.
Mxp	Maxillipède.
NA	Nerfs antérieurs.
NO	Nerf optique impair.
NP	Nerf postérieur impair.
NV	Nerfs ventraux.
O	Ovaire.
Oc	Œil.
Oe	Œsophage.
OP	Orifice de ponte.
OS	Orifice sexuel.
Pr_1	Premier péréopode.
Pr_2	Second péréopode.
R	Rectum.
RS	Réceptacle séminal.
S	Sphincter.
SO	Sac ovigère.
Sp	Spermatophore.
T	Testicule.
V	Vagin.

AUTEURS CITÉS

1913. Baumann, F. *Parasitische Copepoden auf Coregonen. Ein Beitrag zur Kenntnis der parasitischen Copepoden der Schweiz.* R. S. Zool., vol. 21.

1939. Dedie, O. *Un nouveau Copépode parasite de l'Omble-Chevalier.* C. R. Soc. Biol., sous presse.

1914. Fasten, N. *Fertilization in the parasitic Copepod, Lernaeopoda edwardsii Olsson.* Biol. Bull. Woods Hole, vol. 27.

1921. —— *Studies on parasitic Copepods of the genus Salmincola.* Amer. Nat., vol. 55.

1890. Fatio, V. *Faune des vertébrés de la Suisse, Poissons.* Vol. 5, 2me partie. Genève et Bâle.

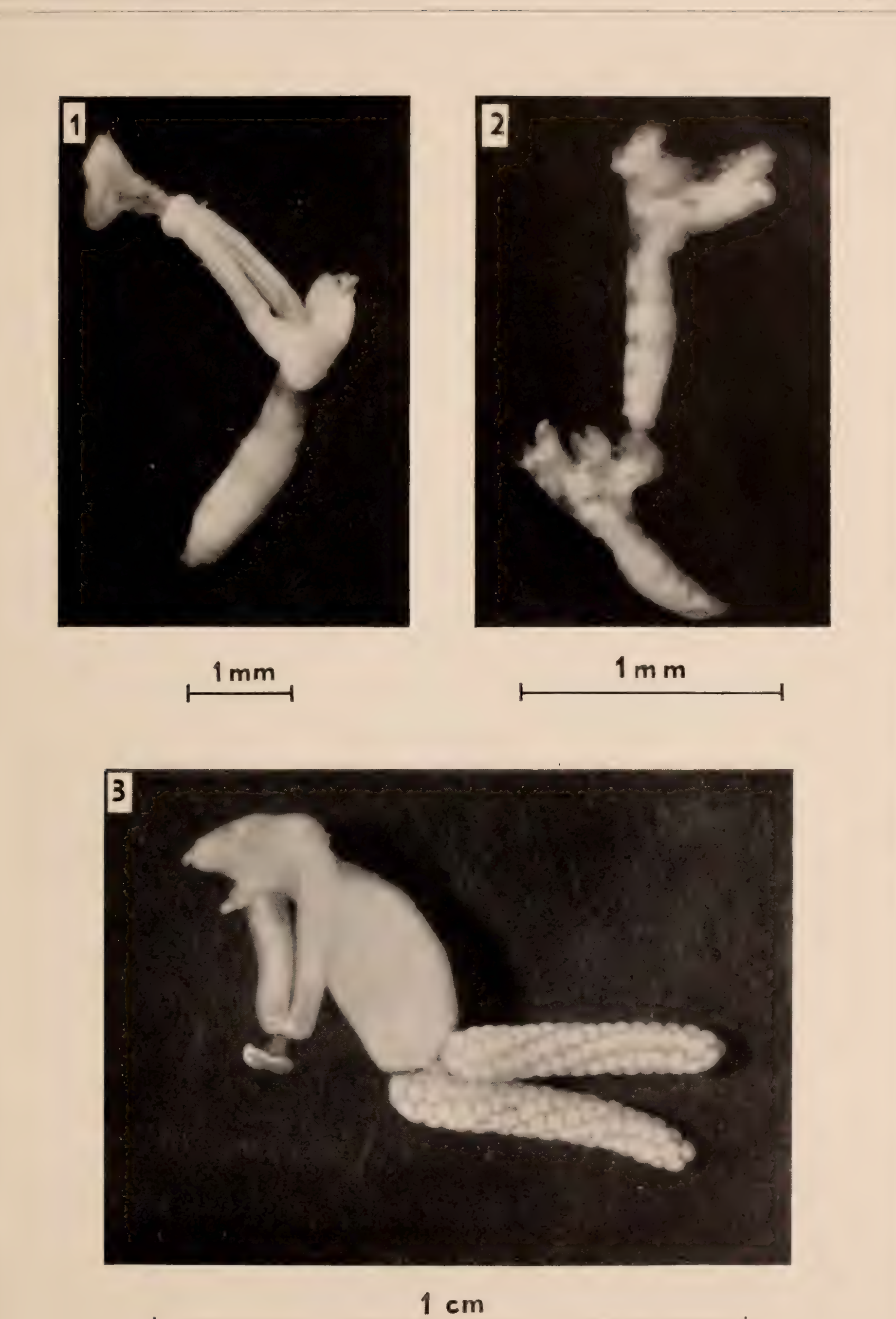
1895-1901. Forel, F.-A. *Le Léman. Monographie limnologique*, vol. 2 et 3. Lausanne.

1937. Gouliart, M. *Recherches sur les Copépodes parasites (Biologie, Spermatogénèse et Ovogénèse).* Thèse. Lille.
1926. Messjatzeff. *Parasitische Copepoden aus dem Baikal-See.* Arch. f. Naturgesch., Abt. A.
1928. —— *Salmincola omuli, S. cottidarum, S. baicalensis. Lake Baikal.* Ibid., Hft. 4 (92A).
1909. Neresheimer, E. *Studien über Süsswasser-Lernaeopodiden.* Ber. Kgl. Bayr. Biol. Versuchstation, München.
1909. —— *Copepoden*, in Brauer, A.: « Die Süsswasserfauna Deutschlands ». Jena.
1928. Peterfi, T. *Methodik der wissenschaftlichen Biologie.* Berlin.
1915. Thiébaud, M. *Copépodes.* Catalogue des Invertébrés de la Suisse. fasc. 8. Genève et Bâle.
1937. Wagler, E. *Crustacea*, in Brohmer, P.: « Die Tierwelt Mitteleuropas ». Leipzig.
1915. Wilson, C. B. *North American Parasitic Copepods belonging to the Lernaeopodidae, with a revision of the entire family.* Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 47.
1924. Zandt, F. *Fischparasiten des Bodensees.* Zentralbl. f. Bakter., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Bd. 92.
1935. —— *Achtheres pseudobasanistes N., syn. Basanistes coregoni Neresheimer. Die postembryonale Entwicklung u. geographische Verbreitung eines Lernaeopodiden.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. 60.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 1

Salmincola mattheyi n. sp.

Fig. 1. — Jeune femelle; début du stade VII.
Fig. 2. — Accouplement; le mâle, à la partie inférieure du cliché, dépose ses spermatophores, au moyen de ses Mxp sur les orifices de ponte de la femelle.
Fig. 3. — Femelle adulte avec ses sacs ovigères.



O. DEDIE - SALMINCOLA MATTHEYI.

Tome 47, nº 2. — Février 1940.

Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du Triton (Autopode)

par

Jean JUGE

Avec 46 figures dans le texte.

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION

Chacun sait que lorsqu'on a amputé, à un niveau quelconque, la patte d'un Batracien Urodèle, le régénérat qui se forme ne reconstitue que les parties manquantes. Cette limitation dans la morphogénèse réalisée dépend-elle de quelque action régulatrice exercée par l'organisme considéré dans son entier ou n'est-elle que l'expression de potentialités régénératrices décroissantes localisées le long de l'axe proximo-distal du membre ? Au cas où l'expérience conduirait à adopter cette dernière hypothèse, est-il possible de préciser la nature du facteur limitatif ? Le membre contient-il des territoires qualitativement différents ? S'agit-il seulement de variations quantitatives liées à la masse du matériel ou à un gradient d'activité physiologique ? Tels sont les problèmes dont mon maître, M. le professeur Guyénot, a bien voulu me proposer d'entreprendre l'étude.

Pour répondre à la première question, celle d'une action globale de l'organisme ou d'une propriété localisée des segments du membre, j'ai naturellement utilisé la méthode des transplantations d'articles, stylopodes, zeugopodes et surtout autopodes. Ces transplantations ont été effectuées soit dans la patte, méthode qui provoque souvent un conflit entre les tendances régénératrices du transplant et celles du segment qui le reçoit, soit dans la queue où les deux territoires mis en contact collaborent fréquemment en donnant des productions mixtes, soit enfin sur le dos, région neutre, dépourvue par elle-même de capacité régénératrice, au niveau de laquelle les potentialités des transplants peuvent s'exprimer librement. L'ensemble de ces expériences m'a permis d'obtenir des résultats mettant hors de cause l'idée d'une action régulatrice globale de l'organisme. Chaque segment du membre possède des potentialités régénératrices propres et limitées. Cette conclusion a pu être confirmée par les résultats de transplantations d'autopodes en position renversée suivant l'axe proximo-distal.

Le problème fondamental envisagé se trouvait donc posé dans le cadre de la notion de territoires de régénération qui domine actuellement les interprétations relatives à la néoformation des membres extirpés. Le point de départ de cette conception fut une

observation de P. Locatelli (1923). A la suite d'opérations suivies d'infection de la plaie, les nerfs du plexus crural avaient été amenés au contact de la peau, dans la région du bassin, chez des Tritons. Au point d'aboutissement du tronc nerveux, l'auteur avait vu se former des bourgeons qui avaient abouti à la production de pattes supplémentaires, hétérotopiques. L'auteur effectua ensuite de propos délibéré des déviations de nerfs et obtint le même résultat. Locatelli en conclut, en 1925, que le nerf intervenait directement, dans la réalisation du membre néoformé, par une action morphogène spécifique, opinion qu'elle exprima à nouveau en 1929.

Ayant eu connaissance des résultats fort intéressants de Locatelli, Guyénot pensa, sur la base de ses expériences antérieures, qu'ils pouvaient s'interpréter d'une façon différente. Les faits déjà connus de transplantation de segments de membres sur le dos ou le flanc avaient montré que ces parties sont capables de régénérer des pattes, même sous l'influence d'une innervation complètement étrangère. Schotté (1922-1926), par ses belles recherches sur l'intervention du système nerveux dans la régénération, venait d'établir définitivement la nécessité de l'innervation pour la réalisation du phénomène. De ces deux ordres de faits, on pouvait conclure, semble-t-il, que la présence des nerfs est indispensable pour assurer la croissance et le développement du régénérat, mais que la morphogénie réalisée ne relève que de la qualité de la région incitée à proliférer.

Pour vérifier si cette hypothèse était fondée, Guyénot et Schotté (1926) pratiquèrent systématiquement la déviation des nerfs des pattes antérieures et postérieures, en les faisant aboutir, dans la mesure permise par leur longueur, en différents points de l'organisme. C'est ainsi que le nerf brachial peut provoquer la formation d'une patte supplémentaire en un lieu quelconque d'une aire s'étendant autour du point d'insertion du membre. Si, par contre, le nerf est amené dans la région de la crête dorsale, il provoque la formation d'un bourgeon qui évolue non en patte, mais en portion hypertrophiée de crête. Si le nerf est introduit dans la région du flanc, territoire dépourvu de capacité régénératrice propre, aucun organe ne se développe.

S'adressant au nerf sciatique, les auteurs constatèrent, comme Locatelli, qu'il provoquait la formation d'une patte postérieure supplémentaire en un point quelconque d'une zone entourant le

lieu d'insertion de la patte normale. Par contre, si le nerf est amené dans la région de la queue, c'est un organe caudiforme qui prend naissance. Les auteurs en concluent que le nerf dévié agit « en tant que facteur local d'excitation à la croissance sur un territoire qui répond spécifiquement, suivant ses propres potentialités. Un même nerf peut provoquer indifféremment la formation d'une patte, d'une queue ou d'une crête, suivant qu'on l'a fait aboutir dans l'un ou l'autre de ces territoires. »

Ces résultats furent complétés et confirmés par les recherches de D. Bovet (1930). Cet auteur a montré notamment que si l'on fait aboutir le nerf sciatique, en direction caudale, à des distances de plus en plus grandes de l'axe du membre, on provoque d'abord, tant que l'on reste dans le territoire patte, la formation d'une patte supplémentaire; lorsque le nerf atteint la limite des territoires patte et queue, les deux régions répondent simultanément par la production de formations mixtes, en chimère; enfin, dès que le nerf est amené dans la région de la queue, c'est une petite queue sans parties axiales que l'on obtient. Bovet a observé aussi des formations tripartites lorsque le nerf sciatique s'était trouvé aboutir au carrefour des territoires patte postérieure, queue et crête dorsale.

Les faits indiquaient ainsi qu'au moins dans le Triton adulte, l'organisme se comportait comme s'il était formé d'une mosaïque de territoires de régénération ayant des limites définies, bien que ni l'étude anatomique, ni l'examen histologique ne permissent de reconnaître ces frontières que seule l'expérimentation révélait.

La notion de territoires de régénération fut établie par Guyénot et ses élèves par deux autres méthodes. D'une part, par l'extirpation totale d'un territoire: il est évident que, dans ce cas, la régénération de l'organe correspondant doit être supprimée. C'est ce que Vallette (1926, 1929) et Guyénot et Vallette (1926) purent montrer en ce qui concerne la région du museau. A la suite d'expériences particulièrement difficiles, en raison des limites du territoire queue, Schotté (1926) réussit, dans quelques cas, à extirper en totalité ce territoire et put conserver longtemps des Tritons opérés qui restèrent complètement anoures.

Enfin, une troisième méthode qui nous intéresse plus spécialement ici, consista à étudier les potentialités des territoires par la méthode des transplantations. Guyénot et Ponse (1930) réalisè-

rent, ainsi que la chose avait été déjà faite par Kurz (1912), Weiss (1923), diverses transplantations. Des tissus de queue, greffés à la place du membre antérieur, donnèrent, sous l'influence excitatrice du nerf brachial, de petites queues à la place du membre. Dans certains cas, le territoire de l'épaule participa à la régénération, ce qui produisit des formations mixtes, chimères de patte et de queue. Rien ne peut mieux démontrer l'indépendance des capacités régénératrices des territoires vis-à-vis de la nature de l'innervation. Enfin, les auteurs réussirent à greffer à la place de l'épaule des parties molles de la queue et, sur la base de la queue sectionnée, un segment de membre antérieur. Ils obtinrent un animal qui avait une petite queue à la place de la patte antérieure et une petite patte parfaitement formée à la place de la queue.

Une triple démonstration expérimentale a donc permis d'établir que, chez le Triton adulte, l'organisme est une mosaïque de territoires, différant les uns des autres qualitativement, sans que rien ait permis de préciser la nature de ces différences; ces territoires, dans les conditions utilisées, manifestent des capacités régénératrices propres et limitées. Des expériences de Guyénot (1928) sur le Lézard ont permis de reconnaître, par la méthode de la déviation des nerfs, l'existence de territoires similaires, en ce qui concerne la patte postérieure et la queue.

* * *

Le problème qui est envisagé plus spécialement dans ce travail consiste à savoir si les potentialités régénératrices limitées, manifestées aux différents niveaux d'amputation d'un membre, pourraient être attribuées, d'une façon analogue, à des capacités régionales des trois segments, stylopode, zeugopode et autopode, qui pourraient être alors considérés comme des territoires de second ordre. Il est évident que les différences entre ces territoires pourraient être d'ordre purement quantitatif.

Ce problème a été clairement posé par V. Bischler (1926) et par Guyénot et Bischler (1925), à la suite d'expériences de régénération de la patte désossée du Triton. La méthode de l'extraction du squelette permet, en effet, par l'étude du squelette néoformé dans chaque cas, d'analyser les potentialités régénératrices du membre à chaque niveau. On peut dire, en général, que chaque

segment (segment basilaire, stylopode, zeugopode, partie basale de l'autopode) a, « en principe, la potentialité de régénérer le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. La régénération, quand elle se fait à partir de l'épaule, reconstitue le squelette du bras, de l'avant-bras et de la main; à partir du bras, elle reforme le radius, le cubitus et les os de la main; à partir de l'avant-bras, elle n'engendre que le squelette de la main; à partir de la zone carpienne, il n'y a reconstitution que des os du reste de la main ». (BISCHLER).

Cependant, l'auteur a insisté sur le fait qu'il ne s'agit là que d'un résultat général; souvent, il y a reconstitution, en plus du squelette attendu, d'une portion plus ou moins importante du squelette plus proximal. C'est ainsi qu'après amputation du bras, il peut y avoir néoformation, en plus du radius et du cubitus, d'un morceau d'humérus.

L'analyse de l'ensemble des résultats conduisit BISCHLER et GUYÉNOT (1925, 1926) à considérer qu'ils ne traduisaient pas des potentialités différentielles qualitatives propres à chaque segment, mais qu'ils étaient une conséquence de la masse du blastème squelettogène, masse décroissant le long du membre dans le sens proximo-distal et sujette naturellement à des fluctuations. Ces dernières pourraient provenir notamment des déplacements du niveau réel de régénération par rétraction des parties ainsi que des processus de désorganisation des parties internes consécutifs à l'amputation et souvent à l'infection.

Le fait essentiel que chaque segment a, en principe, un pouvoir régénérateur limité, fut aussi établi par BISCHLER en implantant, dans la cuisse désossée, un territoire tarse. Chaque fois que l'amputation subséquente intéressa effectivement le greffon, il se forma une patte phocomèle. Bien que la section passât par la base de la cuisse, il y eut néoformation d'un autopode mais pas du zeugopode. Ce résultat que BISCHLER obtint dans six cas, fut confirmé par quelques expériences de GUYÉNOT (1927) qui obtint des pattes phocomèles en greffant, dans la cuisse désossée, du territoire de la jambe.

Les conclusions de BISCHLER ont été critiquées par LIOSNER, WORONZOWA et KUSMINA (1936) qui nient l'existence de potentialités strictement limitées le long du membre, et attribuent un rôle morphogénétique au squelette en place. La première objection n'a

aucune valeur, BISCHLER n'ayant jamais attribué des limites fixes, ni correspondant aux articles anatomiques, à des territoires qu'elle considère, en somme, comme l'expression d'un gradient axial conditionnant la masse du blastème. La seconde opinion, purement gratuite, est en complète opposition avec les résultats concordants des recherches de FRITSCH (1911), de P. WEISS (1925) et de BISCHLER (1926) en ce qui concerne la régénération en l'absence de squelette. Au reste, les expériences des auteurs sont très peu nombreuses et peu démonstratives. Elles ont, de plus, été effectuées sur l'Axolotl et celles de BISCHLER sur le Triton, et l'on sait que les résultats obtenus sur des espèces différentes sont loin d'être toujours identiques.

L'hypothèse de GUYÉNOT et BISCHLER, mettant en cause la masse du blastème de régénération, est très voisine de celle qu'a développée depuis lors GEBAUER (1934) qui n'admet pas non plus l'existence de territoires à potentialités fixes, le long du membre, mais invoque une action de champ qui serait capable d'influencer un fragment quelconque d'os greffé à la place du squelette normal d'un segment.

Mon but principal a été, en utilisant la méthode de la transplantation de régions diverses du membre, d'établir, par des résultats suffisamment nombreux, si les observations de GUYÉNOT et de BISCHLER étaient véritablement fondées; secondairement, j'ai tenté quelques expériences dans l'espoir de pouvoir préciser les facteurs intervenant dans la limitation du pouvoir régénérateur du squelette aux différents niveaux du membre.

Le présent travail est limité aux recherches effectuées sur l'autopode.

* * *

J'adresse mes plus vifs remerciements à mon maître, M. le professeur E. GUYÉNOT, pour l'intérêt qu'il n'a cessé de témoigner à mes recherches.

Son aide et ses conseils ont beaucoup facilité mon travail, et je le prie de trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Je remercie également M. J.-L. PERROT, chef des travaux, dont la collaboration m'a été d'un précieux secours.

Je regrette que des obligations professionnelles ne m'aient pas

permis de donner à ces recherches toute l'ampleur qu'elles méritaient et qu'elles aient retardé la publication de résultats dont certains ont été obtenus entre 1934 et 1937.

Chapitre I.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Toutes les opérations ont été effectuées sur des *Triton cristatus* provenant d'Italie. Les animaux de cette espèce sont d'une taille suffisante pour que les segments de membres soient faciles à manipuler. Leur peau, assez résistante, permet de bonnes sutures. On peut les conserver longtemps en captivité; cependant, au bout de quelques mois, ils maigrissent et ne représentent plus qu'un matériel de second choix avec lequel il faut s'attendre à de mauvaises régénérations et à des infections.

La narcose est obtenue en mettant les sujets dans une solution aqueuse d'éther à 4%. A cette dilution, l'anesthésie a lieu en 10 minutes et la mortalité est plus faible que dans l'éther à 5%.

L'animal est savonné et lavé à grande eau, puis à l'eau oxygénée à 30%. Il est ensuite fixé sur une plaque de liège recouverte de gaze stérile au moyen de bandelettes de gaze. Il est recouvert d'un champ opératoire stérile et opéré avec des instruments aseptisés à l'alcool à 95°. L'opération a lieu sous la loupe binoculaire grossissant dix fois. Le détail des opérations sera décrit avec chaque série.

Quand la narcose est suffisante, les hémorragies sont très peu fréquentes. Après l'opération, l'animal est placé dans un sac de toile dont le fond est recouvert d'ouate humectée d'eau. Le tout a été préalablement stérilisé à l'autoclave, à 120°, pendant 15 minutes. L'humidité est maintenue par un arrosage quotidien à l'eau stérile. Le sac est suspendu dans une armoire vitrée et le triton y séjourne les 6 à 8 jours nécessaires pour la fermeture de la plaie. Après enlèvement des points de suture, l'animal est placé, seul si possible, dans un cristallisoir. Si le récipient contient plu-

sieurs individus, ceux-ci peuvent blesser réciproquement leurs greffons. L'eau est changée tous les jours ou tous les deux jours.

Pendant les hivers 1934 et 1935, j'avais placé les cristallisoirs dans une étuve à 23°. Toutefois, j'ai alors constaté que la régénération n'était pas avancée, tandis que la cicatrisation était plutôt retardée par cette température constante. Plus tard, j'ai maintenu les cristallisoirs à la température de la chambre et me suis contenté de tempérer l'eau destinée au renouvellement quotidien.

Pour avoir de bons résultats, il est en tous cas préférable d'opérer l'été, période pendant laquelle la régénération est beaucoup plus rapide.

Comme nourriture, j'ai utilisé de la viande de bœuf coupée en menus morceaux ainsi que des *Tubifex*.

Il arrive que les membres opérés soient l'objet d'une infection, en particulier par des moisissures. Avant la mise en cristallisoirs, il faut réséquer les parties malades et saupoudrer la plaie de dermatol. Plus tard, il convient de baigner les animaux (une demi-heure chaque jour) dans une solution faible de permanganate de potasse. Contrairement à ce qu'affirment certains auteurs, je n'ai jamais observé d'absence de régénération due au fait que le squelette a été laissé intact après une amputation pratiquée au niveau du coude ou du genou sans léser les capsules articulaires.

Par contre, il est assez rare qu'un greffon produise un régénérat s'il n'a pas été réséqué. En général, il faut attendre 15 à 30 jours après la greffe pour pratiquer cette résection, afin que la vascularisation et l'innervation du fragment implanté soient suffisantes. Immédiatement après, les animaux sont remis à l'eau. Dans bien des cas, 15 jours après cette intervention, on peut noter l'apparition d'un bourgeon de régénération, mais pour certaines catégories de greffes (renversement, greffes hétérotopiques) un temps plus long (parfois 1 à 2 mois) est nécessaire avant qu'on aperçoive une trace de régénérat, d'où la nécessité de fréquentes résections cutanées.

Généralement, les pattes néoformées n'atteignent pas leur forme définitive avant 3 mois, et il faut attendre 12 à 18 mois pour que le squelette soit calcifié.

Bien que j'aie laissé certains animaux jusqu'à 2 ans avant de prélever le régénérat, je n'ai jamais observé que ce dernier atteigne les dimensions d'une patte normale.

Avant d'être prélevées soigneusement aux ciseaux, les pièces sont dessinées à la chambre claire (grossissement 10 fois). Elles sont ensuite traitées selon l'ancienne méthode de Spalteholz, modifiée et mise au point pour le matériel Triton par J.-L. Perrot qui me l'a communiquée.

En voici le détail:

Fixation au formol 4% pendant 24-48 heures.
Lavage à l'eau courante pendant quelques heures.
Alcool 70° pendant 24 heures.
Ablation de la peau.
Coloration au vert de méthyle acétique (1-3 heures).
Différenciation dans l'alcool 70° (plusieurs heures, jusqu'à coloration voulue, en changeant plusieurs fois l'alcool).
Alcool 95° pendant deux heures.
Alcool 100° pendant deux heures.
Coloration à l'alizarine pendant 12 à 24 heures.
Alcool 100° pendant 2 heures.
Toluol ou benzol jusqu'à éclaircissement (½ heure).

Les pièces sont ensuite conservées dans un mélange de salicylate de méthyle (27 cc.) et d'isosaphrol (7 cc.) ou simplement dans le salicylate de méthyle.

Les cartilages apparaissent en vert (ils se décolorent au bout de quelques mois) et les os sont rouges. Les colorants employés s'obtiennent de la manière suivante:

Solution de vert de méthyle acétique:

Vert de méthyle 3 gr.
Alcool 70° 100 cc.
Acide acétique 2 gouttes.

Solution d'alizarine:

Solution saturée d'alizarine dans alcool absolu 1 cc.
Alcool absolu 100 cc.
Acide acétique 5 gouttes.

Cette méthode permet l'étude approfondie du nombre, de la forme et de la situation des pièces squelettiques tout en faisant

gagner beaucoup de temps. Elle rend inutiles les coupes histologiques; elle a l'avantage de permettre aisément une reconstitution plus fidèle du squelette. Celui-ci est dessiné ventralement et dorsalement à la chambre claire au moyen de la loupe binoculaire, et, s'il y a lieu, la position et la forme de chacun des os sont vérifiées par une dissection.

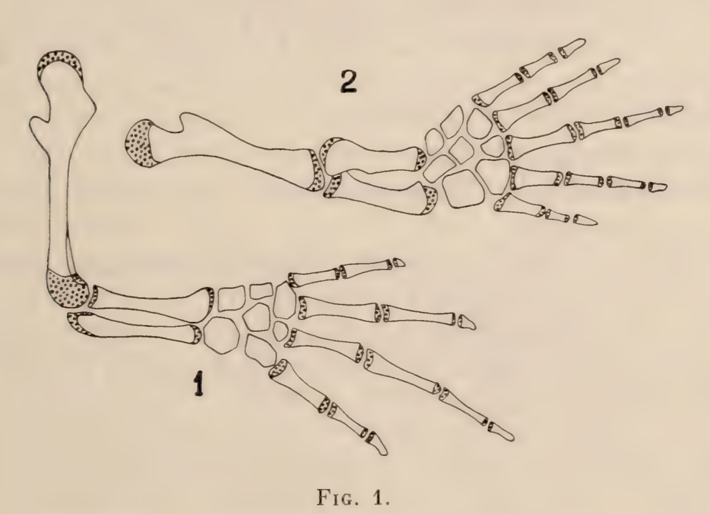


Fig. 1.

Squelette du membre antérieur droit de *Triton cristatus*.

Fig. 2.

Squelette du membre postérieur droit de *Triton cristatus*.

Le seul inconvénient est que le vert de méthyle colore parfois la musculature, ce qui obscurcit la pièce. Dans ce cas, un séjour prolongé dans le salicylate de méthyle apporte en général une différenciation suffisante. Il convient néanmoins de surveiller de très près la coloration au vert de méthyle.

Sur les dessins reproduits dans ce travail, les os sont en blanc, les cartilages en pointillés et les seconds plans en hachures.

Il m'a paru utile, en constatant le manque de détails des auteurs à ce sujet, de reproduire le squelette normal d'un membre antérieur et celui d'un membre postérieur, chez le *Triton cristatus*. En voici la description:

I. *Membre antérieur* (fig. 1).

a) Stylopode: Humerus.
b) Zeugopode: Radius et cubitus.
c) Autopode:

1° Carpe à 7 pièces: Radial, cubital-intermédiaire (soudés), central, carpiens II, III, IV et V.
2° Métacarpe: 4 métacarpiens.
3° 4 Doigts: 1, 2 et 4: 2 phalanges; 3: 3 phalanges.

II. *Membre postérieur* (fig. 2).

a) Stylopode: Fémur.
b) Zeugopode: Tibia et péroné.
c) Autopode:

1° Tarse à 8 pièces: Tibial, intermédiaire, péronéal, tarsiens I-II (soudés), III, IV et V.
2° Métatarse: 5 métatarsiens.
3° 5 Doigts: 1, 4 et 5: 2 phalanges; 2 et 3: 3 phalanges.

Chapitre II.

TRANSPLANTATION DE TARSES ET DE CARPES EN POSITION NORMALE DANS LE STYLOPODE DÉSOSSÉ

Les opérations ont été faites de la façon suivante: après incision longitudinale et dorsale de la peau de la cuisse, j'extrais le fémur ainsi que la plus grande partie de la musculature, j'évite de léser le nerf sciatique qui est ensuite sectionné au niveau du greffon. Dans la partie ainsi évidée, le tarse ou le carpe, prélevés sur le même individu et dénudés, sont placés, en position normale au point de vue des axes antéro-postérieur et proximo-distal. La plaie est ensuite fermée par quelques points de suture. Au bout d'un temps variable, une quinzaine de jours pendant la saison

favorable, l'animal est radiographié de façon à obtenir des renseignements sur la position exacte du transplant. On ampute alors la cuisse de telle manière que la section passe à travers le transplant. Naturellement, il est impossible de dépasser un certain degré de précision, si bien que certains transplants sont à peine entamés par l'incision tandis que d'autres subissent l'ablation de la plus grande partie de leur masse. Une radiographie ultérieure, ainsi que l'examen des pièces prélevées, renseignent dans chaque cas sur l'étendue du transplant qui a été conservé. Il peut arriver aussi que le greffon ne soit pas touché, ou, au contraire, qu'il soit complètement enlevé, surtout si l'amputation est suivie d'infection.

Les expériences ont porté sur 23 animaux qui ont reçu des greffes de tarses et sur 17 tritons ayant été l'objet de transplantations de carpes.

Il convient, pour l'étude des résultats, de distinguer trois cas. Dans le premier, la section ayant intéressé indiscutablement le tarse ou le carpe implantés, c'est de ces transplants que la régénération est partie, le stylopode porte-greffe n'intervenant que par sa partie cutanée. Dans un second cas, le régénérat obtenu est une chimère, dont le point de départ est mixte, ayant son siège à la fois dans le transplant et dans le stylopode porte-greffe. Enfin, dans une troisième catégorie de cas, le transplant n'a pas été atteint par la section ou a changé d'orientation, si bien qu'il s'agit alors d'une régénération normale du stylopode à laquelle le tarse ou le carpe greffés ne prennent aucune part.

1. Régénération à partir du greffon.

A. *Tarses.*

Triton nº 8. — Animal opéré le 21 février 1934. Le 15 mars, le greffon est vérifié radiographiquement avant d'être réséqué. Ensuite, l'animal est mis à l'étuve à 23°. Un mois plus tard, il présente un bourgeon au stade palette (voir Schotté, 1926). Le 15 mai, les doigts sont individualisés. Une radiographie faite neuf mois après l'opération montre que le squelette régénéré est partiellement ossifié. Le membre, qui se présentait sous l'aspect d'une patte phocomèle, a été prélevé en janvier 1936, c'est-à-dire deux ans après l'opération. La pièce colorée et éclaircie montre

que le squelette du tarse implanté, qui comptait encore cinq os après la résection du greffon, a été complété et présente huit os normalement conformés. Il n'y a que quatre métatarsiens. Le second et le troisième orteils ont deux phalanges; le premier et le quatrième n'en ont qu'une. On ne voit pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 501. — Cet animal et les suivants ont été opérés en juillet 1937 et les pièces ont été prélevées trois mois plus tard. Il y a régénération d'une patte phocomèle à quatre doigts. A côté des deux os restants du greffon (probablement le tibial et l'intermédiaire), qui ont été complétés par du cartilage, sept tarsiens cartilagineux ont été formés. Leur forme et leur disposition sont assez proches de celles d'un tarse normal. Il y a quatre métatarsiens dont le second paraît pénétrer dans le tarse parce qu'il se trouve sur un plan différent. Le premier et le quatrième orteils comportent une phalange, le second et le troisième en ont deux. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 512. — Extérieurement, l'autopode régénéré présentait trois doigts bien individualisés mais situés sur un plan faisant un angle d'environ 45° avec l'horizontale. La résection à travers le greffon avait fait disparaître une partie des tarsiens II, III, IV et avait complètement éliminé le cinquième. La pièce éclaircie montre que les sept os du greffon ont été plus ou moins déplacés et transformés. Ceux qui étaient intéressés par la coupe ont été complétés par du cartilage. En outre, une rangée de cinq petits tarsiens cartilagineux a été régénérée distalement. Les trois doigts sont aussi cartilagineux. Le premier a deux phalanges tandis que les deux autres n'en ont qu'une. La taille de toutes les pièces squelettiques est très réduite. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 513 (fig. 3). — Il s'agit d'une patte phocomèle présentant quatre doigts fortement palmés. Les tarsiens III et IV qui avaient été éliminés par la résection, sont remplacés par trois pièces cartilagineuses, tandis que le central et le tarsien II qui avaient été intéressés par la coupe, sont simplement complétés par du cartilage. La figure 3 montre la différence de taille entre les os du greffon, qui n'ont pas été déformés ni déplacés, et les pièces régénérées. Des quatre doigts régénérés, trois sont normaux, mais le quatrième n'a qu'une phalange au lieu de deux. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 514. — Extérieurement, le régénérat était un autopode à quatre doigts courts et gros. L'examen du squelette montre qu'après la résection du greffon, seuls le tibial et l'intermédiaire ont été conservés. Des proliférations cartilagineuses les ont agrandis distalement. De plus, huit nouveaux tarsiens à l'état de cartilages, disposés approximativement sur deux rangs de quatre, ont été formés. Trois d'entre eux sont de très petite taille. Ce tarse comprend donc au total dix pièces. Non seulement il n'y a que quatre doigts, mais ceux-ci sont incomplets. Les trois premiers portent chacun deux phalanges et le quatrième n'en a qu'une. Il n'y a pas trace de zeugopode.

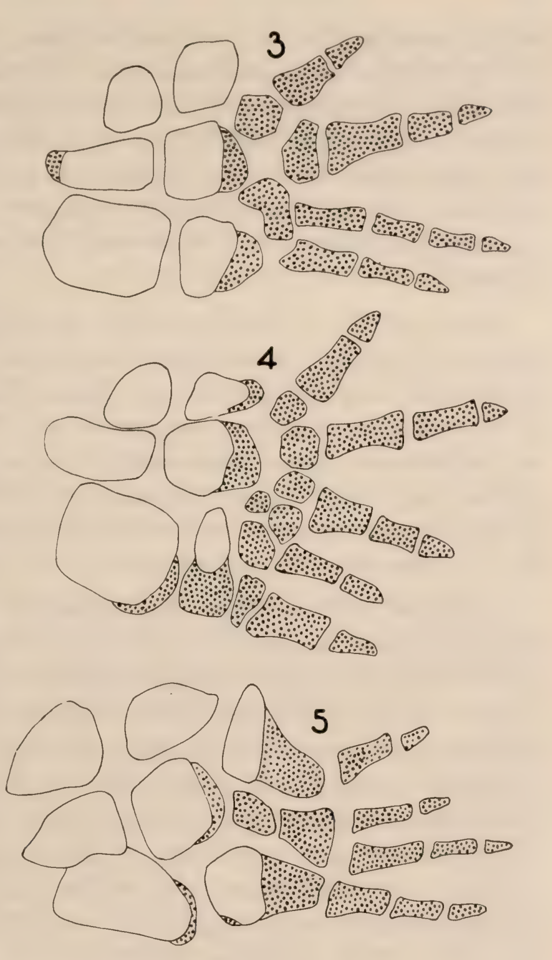


Fig. 3.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 513 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

Fig. 4.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 515 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

Fig. 5.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 527 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

Triton nº 515 (fig. 4). — Régénération d'une patte phocomèle à cinq doigts courts et palmés. L'éclaircissement montre qu'après résection, le greffon se compose encore du tibial, de l'intermédiaire, du péronéal, du central

et des tarsiens II et V. Ces trois derniers, intéressés par la coupe, ont été recouverts distalement par du cartilage. Sept nouveaux éléments cartilagineux complètent distalement ce tarse. On remarquera la taille très réduite de ces nouvelles pièces de cartilage, en comparaison des os du greffon qui sont de grandeur normale. Les cinq doigts ont un squelette incomplet: il leur manque à chacun une phalange. Il n'y a aucune trace de zeugopode dans ce régénérat.

Triton nº 517. — Les os restants du greffon sont au nombre de sept et ont été un peu dispersés en largeur. Ceux qui sont situés distalement ont été agrandis par des proliférations cartilagineuses et six nouveaux tarsiens, arrangés en un triangle dont le sommet est dirigé vers le quatrième doigt, ont été néoformés. Les quatre doigts qui, extérieurement, étaient peu individualisés, présentent chacun une phalange en moins, sauf le quatrième qui est complet. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 526. — Régénérat constitué par un autopode très épais et plissé appliqué à la ceinture pelvienne. Les doigts, au nombre de six, sont très irrégulièrement développés et seuls deux d'entre eux ont une taille normale. Les autres sont peu différenciés. L'examen du squelette montre que cinq os du tarse ont été conservés après l'amputation dans le greffon. On reconnaît le tibial, l'intermédiaire et le tarsien II; les deux autres ne peuvent être identifiés avec certitude. Le squelette régénéré consiste en six pièces cartilagineuses plus petites que les os du greffon et placées distalement par rapport à ces derniers. L'un de ces cartilages, de forme allongée, semble résulter de la fusion de deux pièces. Il y a un doigt supplémentaire, mais il lui manque une phalange ainsi qu'aux cinq autres. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 527 (fig. 5). — Au moment du prélèvement du régénérat, l'aspect extérieur de la pièce était celui d'une patte phocomèle à quatre doigts très faiblement incisés. Une vérification radiographique après l'amputation avait montré que seuls des fragments distaux des tarsiens II, III et IV avaient été enlevés. La pièce éclaircie présente, dorsalement, le squelette reproduit à la figure 5. En comparant cette figure avec celle d'un autopode normal, on peut voir que les os du greffon n'ont pas subi de grands remaniements. Cependant, le troisième tarsien a été déplacé en

direction craniale et le quatrième a été éliminé. Dans l'espace ainsi ménagé entre les tarsiens II et III, deux pièces cartilagineuses ont été néoformées. Les tarsiens II et III qui avaient été intéressés par l'amputation ont subi une hyperrégénération cartilagineuse, distalement. Le tibial et le central, bien que n'ayant pas été entamés, présentent aussi une légère prolifération de cartilage. Quatre doigts seulement ont été régénérés; ils ont tous un nombre de phalanges incomplet, sauf le premier. On n'aperçoit pas trace d'éléments du zeugopode.

Triton nº 529. — Cet animal régénéra un autopode rattaché directement au tronc et possédant quatre doigts bien différenciés, disposés en éventail. L'éclaircissement montre que le tibial et la moitié de l'intermédiaire ont été conservés après l'amputation du greffon. Ces deux os ont été largement agrandis par une prolifération cartilagineuse. Le péronéal est remplacé par un gros cartilage soudé à l'intermédiaire. Le central ainsi que les tarsiens II et V ont été régénérés; leur situation et leur forme sont normales. Par contre, les tarsiens III et IV ont été remplacés par une rangée de cinq petits cartilages. Il manque une phalange à chacun des quatre doigts régénérés. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 531. — Au bout de quatre mois, cet animal ne présentait qu'un régénérat incomplet, constitué par un bourgeon arrondi et pigmenté, d'où surgissait un doigt unique. Les trois os qui restaient après l'amputation dans le greffon sont difficiles à identifier, car ils ont été déplacés et déformés. Ils sont complétés distalement par du cartilage. De plus, six pièces cartilagineuses ayant la forme typique des os du tarse ont été formées distalement (leur position est légèrement craniale par rapport à celle des os du greffon). Le doigt est formé d'un métatarsien et d'une phalange, tous deux cartilagineux. Il n'y a aucune pièce du zeugopode.

A ces onze cas de régénération effectuée à partir des tarses implantés, il convient d'ajouter trois animaux chez lesquels la section intéressa effectivement le greffon, mais chez qui, pour une cause inconnue, la régénération se limita à la production d'un bourgeon sans formation d'orteils. Dans un cas, il n'y eut aucune régénération de pièce squelettique; dans les deux autres, il y eut formation de deux et de trois petits cartilages tarsiens, sans aucune différenciation ultérieure.

B. *Carpes.*

Triton n° 505 (fig. 6). — Le greffon, probablement altéré par suite d'une infection qui s'est déclarée après l'amputation, est vérifié radiographiquement après guérison. Une partie du cubital-intermédiaire et une partie du radial ont subsisté. Au moment où est prélevé le régénérat, il se présente sous la forme d'un autopode relié directement à la ceinture scapulaire et montre trois doigts normaux, bien individualisés. Les deux os du greffon sont complétés par du cartilage. Les autres carpiens ont été régénérés mais sont cartilagineux et plus petits que dans une patte normale. De plus, le deuxième carpien a été dédoublé, ce qui porte le nombre total des pièces du carpe à huit au lieu de sept. Les doigts présentent un squelette complet, si l'on admet que celui qui manque est le troisième. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 507. — Régénération d'une patte phocomèle à quatre doigts bien individualisés. L'examen du squelette montre que cinq os du greffon ont subsisté après l'amputation; ils ont été complétés par du cartilage. Ils sont suivis de huit petits carpiens cartilagineux grossièrement disposés sur deux rangs de quatre. Quatre doigts complètent cet autopode. Il n'y a pas d'éléments du zeugopode.

Triton n° 508 (fig. 7). — Le régénérat se présentait extérieurement sous l'aspect d'un autopode épais et plissé, relié directement au tronc. Les doigts, au nombre de quatre, étaient normaux, quoique un peu courts. L'amputation avait été faite à travers le cinquième carpien, le central et le deuxième carpien. Les carpiens III et IV avaient donc été éliminés. Comme on peut le constater sur la figure 7, les os du greffon n'ont pas bougé. Les carpiens II et V ont été complétés. Les carpiens III et IV ont été remplacés par trois petits cartilages. Les quatre doigts ont un squelette cartilagineux mais normal. Il n'y a pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 510. — Le régénérat consiste en une patte phocomèle à quatre doigts. L'amputation dans le greffon avait fait disparaître le radial, les carpiens II, III et IV et avait entamé le central et le cinquième carpien. Seul le cubital-intermédiaire était intact. Les deux os sectionnés ont été complétés distalement et une rangée de cinq cartilages ayant la forme typique des carpiens a été néo-

formée. Le carpe régénéré a donc huit pièces. Il manque une phalange au troisième doigt. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 518. — Au moment où elle a été prélevée, cette patte se présentait sous la forme d'un autopode épais et plissé, relié

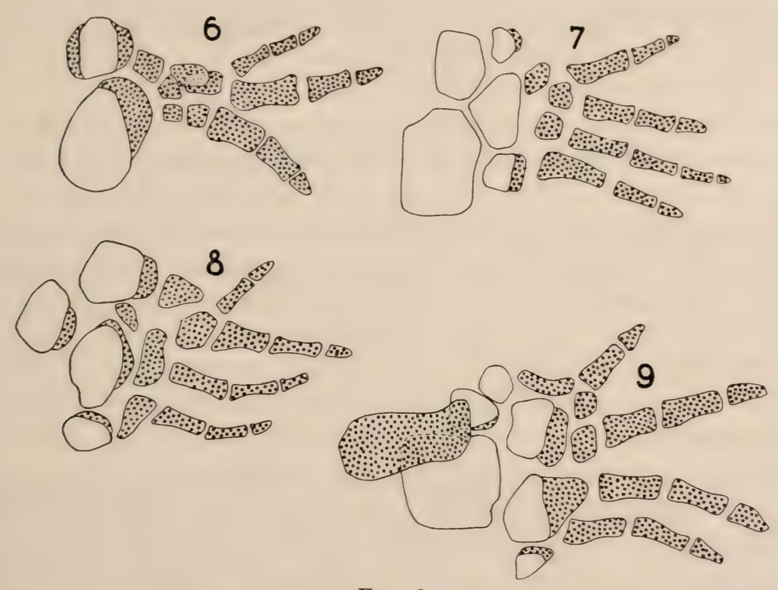


Fig. 6.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 505 (greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

Fig. 7.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 508 (greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

Fig. 8.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 519 (greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

Fig. 9.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 500 (greffe de tarse dans le stylopode droit). Vue dorsale.

directement au tronc de l'animal. L'examen du squelette montre qu'après l'amputation, le cubital-intermédiaire, le radial, le central et les carpiens II et V ont subsisté. Les trois derniers, qui avaient été coupés partiellement, sont complétés par du cartilage. Quant au cubital-intermédiaire et au radial, ils sont soudés. En outre, une rangée distale de quatre carpiens cartilagineux a été régénérée.

Le carpe de cet autopode comprend, par conséquent, neuf pièces dont quatre sont entièrement nouvelles et remplacent les deux qui manquaient après l'amputation. Le premier doigt n'a qu'une phalange, le second est complet et les deux autres ont chacun une phalange en moins. Il n'y a pas de pièces du zeugopode.

Triton nº 519 (fig. 8). — L'animal a régénéré une patte phocomèle dont le premier doigt est court; les deux suivants sont normaux; le dernier est déformé et rabattu contre le troisième. La figure 8 montre que les quatre os subsistant après l'amputation dans le greffon, ont été complétés par du cartilage, surtout distalement. Les trois os manquants du carpe sont remplacés par cinq pièces cartilagineuses qui, sans être disposées comme celles d'un carpe normal ni en avoir la forme précise, ne peuvent cependant être considérées que comme des éléments carpiens. La disposition irrégulière de ces carpiens a donné une direction anormale aux doigts dont le squelette est incomplet. Il manque une phalange au premier et une phalange au troisième doigt. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 521. — Ce régénérat présentait un aspect extérieur curieux. C'était un autopode à quatre doigts, mais dont le premier et le quatrième doigt, très épais, étaient dédoublés par une légère incisure. Le greffon, qui, après l'amputation, avait été nécrosé par une infection, est réduit à un carpien de taille normale, accompagné de deux nodules osseux, seuls restes de deux autres carpiens. Ces deux petits os sont complétés par de fortes proliférations cartilagineuses qui les entourent complètement et en font des carpiens de taille normale. Le troisième os du greffon a aussi été le siège d'une certaine prolifération cartilagineuse. Quatre pièces de cartilage néoformées complètent ce carpe qui est tout à fait normal quant au nombre des pièces, à leur forme et à leur disposition. Par contre, les quatre métacarpiens sont très épais et courts, et, n'était leur situation, pourraient être confondus avec des carpiens. Le deuxième et le troisième doigt sont normaux. Le premier est dédoublé depuis le métacarpien. L'une des branches a deux phalanges et l'autre n'en a qu'une. Le cinquième doigt est aussi normal. La première phalange est incisée distalement dans le sens de la longueur et chaque partie ainsi formée est surmontée d'une deuxième phalange. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 535. — Quatre mois après l'opération, le régénérat ne présentait toujours qu'un cône très allongé et pigmenté en jaune clair. L'examen du squelette montre que les trois os restants du greffon ont donné naissance à deux nouveaux carpiens petits et cartilagineux et ont été eux-mêmes complétés par un peu de cartilage. Les choses en sont restées là. On ne voit pas de pièces du zeugopode.

2. Régénération mixte (stylopode et greffon).

Triton n° 18. — Au moment où la patte régénérée a été prélevée, 18 mois après l'opération, elle était courte et portait cinq doigts anormalement disposés. En examinant le squelette, on peut remarquer que le greffon, composé de sept os, a été déplacé dorsalement en même temps qu'il a subi une rotation d'un quart de tour à gauche. Ceci a permis à la base, c'est-à-dire à la cuisse désossée, de fournir un régénérat consistant en deux os du zeugopode qui, vus dorsalement, sont en partie masqués par le greffon. Ils sont suivis de huit os du tarse disposés sans ordre défini et de quatre doigts dont un seul est complet. Les autres ont une phalange en moins. A partir du greffon s'est développé un seul doigt qui est placé obliquement et sur un plan plus dorsal que les autres. Son métatarsien est placé en travers du tarse formé par la régénération stylopodique.

Triton n° 500 (fig. 9). — Au bout de trois mois, le régénérat se présentait sous la forme d'une patte phocomèle à quatre doigts. Prélevée à ce moment, cette pièce montre un squelette encore cartilagineux. Un élément du zeugopode part de la base et vient buter contre les os du greffon. Celui-ci est formé de six os du tarse plus ou moins déformés et complétés par du cartilage. Trois tarsiens sont néoformés, ce qui porte le total des os du tarse à neuf. Les tarsiens régénérés sont notablement plus petits que ceux du greffon; leur forme est anormale et ils sont disposés irrégulièrement. Il y a quatre métatarsiens dont les trois premiers ont deux phalanges et le dernier une seule.

Triton n° 516 (fig. 10). — Quatre mois après la greffe, le régénérat montrait une patte très courte, à cinq doigts bien individualisés,

mais très inégalement développés. L'étude du squelette montre que la base et le greffon ont tous deux participé à la nouvelle formation. Des os restants du greffon (voir fig. 10), le n° 2 a été déplacé dorsalement, ce qui a permis une régénération à partir de la base. La pièce 5 provient sans doute de la fusion des deux éléments du zeugopode régénérés. Sur la même ligne, distalement, on trouve les trois tarsiens n°s 6, 9 et 13, qui doivent provenir aussi du stylopode, ainsi que les trois doigts à squelette anormal qui leur font suite. La régénération provenant du greffon s'est effectuée, semble-t-il: *a*) à partir du tarsien n° 3 (fortement réduit par l'amputation), sous la forme d'une prolifération cartilagineuse et du cartilage n° 10; *b*) à partir de l'os n° 1, par une prolifération cartilagineuse ainsi que par les pièces de tarse n°s 4, 7, 8, 11 et 12 suivies de deux doigts à squelette incomplet dont les phalanges sont très courtes. On pourrait même considérer le métatarsien du premier doigt comme un treizième tarsien. La position de la pièce n° 5 montre qu'elle a été formée à partir de la base. Cette régénération mixte a été facilitée par le déplacement de l'os n° 2 du greffon.

Triton n° 530. — Après l'opération, qui eut lieu le 15 juillet 1937, le greffon fut atteint par une infection, aussi l'amputation ne fut-elle pas pratiquée. Il y eut néanmoins régénération. Une radiographie prise après guérison (environ 1 mois après l'opération) permit de constater que sept os du tarse greffé avaient été conservés, mais que quatre d'entre eux avaient été fortement réduits. L'examen du squelette montra que les os du greffon avaient été déplacés, ce qui rend leur détermination impossible. Ils ont été agrandis par du cartilage, spécialement ceux qui avaient subi une forte réduction par l'infection. Quatre tarsiens cartilagineux et trois doigts complètent cette régénération.

Le nombre total des pièces du tarse est donc de onze, il manque deux doigts, et ceux qui ont été régénérés ont une phalange en moins. Deux grosses pièces cartilagineuses assez allongées viennent buter contre le greffon, proximalement. Leur forme est celle des os du zeugopode; le péroné est soudé à deux os du greffon. Ces deux pièces sont beaucoup plus courtes que normalement. Etant donnée leur situation, elles ne peuvent avoir été formées que par la base, dont la régénération s'explique par l'absence d'amputation dans le greffon. L'influence de ce dernier s'est néanmoins exercée; aussi les

tissus du moignon n'ont-ils produit que le début d'une régénération bientôt arrêtée par la présence du greffon.

Triton n° 509. — Régénération d'un autopode à six doigts non disposés dans un plan. Trois os du greffon ont subsisté et donné naissance distalement à quatre ou cinq carpiens cartilagineux, suivis

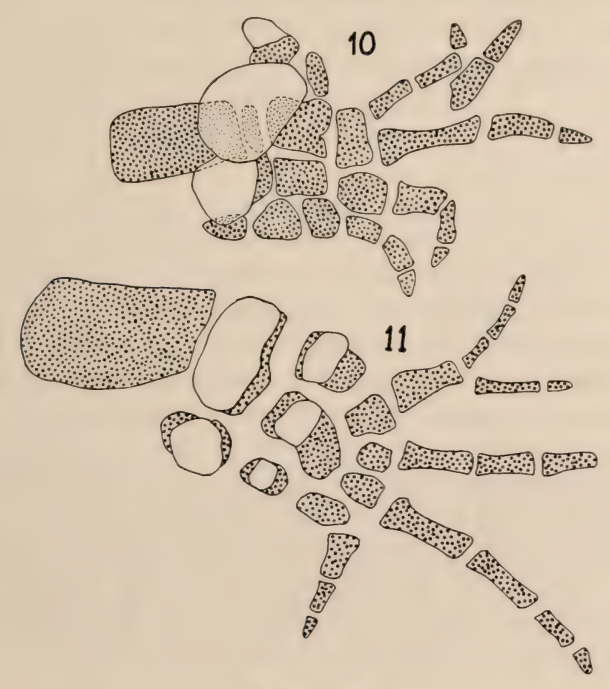


Fig. 10.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 516 (greffe de tarse droit dans le stylopode droit).

Fig. 11.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 523 (greffe de carpe droit dans le stylopode droit).

de cinq doigts à squelette incomplet. Les os restants du greffon étant peu nombreux et n'occupant pas un espace suffisant, n'ont pas inhibé complètement la régénération du moignon qui s'est manifestée par la formation de deux os du zeugopode soudés, suivis de trois carpiens, de deux métacarpiens et d'une phalange. Le doigt provenant de la régénération de la base a une direction très différente de celle des doigts provenant du greffon.

Triton nº 511. — Une infection s'étant déclarée peu après l'opération, le greffon n'a pas été amputé. Trois carpiens sont restés, dont deux très rapetissés par la nécrose. Le plus petit a été complété par du cartilage. Six carpiens cartilagineux ont été formés distalement. L'un d'eux est d'une taille double de celle des autres et résulte probablement d'une fusion. Les quatre doigts qui complètent distalement ce régénérat n'ont qu'une phalange chacun. Proximalement par rapport au greffon se trouvent deux pièces du zeugopode régénérées par le stylopode. Elles sont placées de biais. Cette régénération mixte s'explique par l'absence d'amputation du greffon (cf. nº 530).

Triton nº 523 (fig. 11). — Le régénérat fut prélevé à l'âge de quatre mois. Extérieurement, c'était une patte très courte à cinq doigts palmés, dont le premier et le dernier étaient très petits. De plus, le premier était dédoublé. L'éclaircissement montre le squelette reproduit sur la figure 11. La grosse pièce de cartilage que l'on voit proximalement est soit un humérus, soit (ce qui est plus probable) un radius et un cubitus soudés. On peut constater que les cinq os du greffon ont été remaniés et agrandis par des proliférations cartilagineuses. Une rangée de quatre carpiens a été formée distalement, ce qui porte à neuf le nombre des pièces de ce carpe. Les trois premiers doigts ont un squelette normal, mais le quatrième est dédoublé à partir du métacarpien. L'autopode régénéré l'a été manifestement par le greffon. Cependant, le bras porte-greffe a fourni un élément du zeugopode qui est venu buter contre le transplant.

3. Régénération à partir de la base seulement.

A. *Le greffon a basculé.*

Triton nº 15. — L'examen du squelette, d'abord par radiographie, puis par éclaircissement, montre que le greffon a basculé dans la cuisse en direction dorso-caudale. A son niveau, mais plus ventralement, se trouvent deux os allongés que l'on peut facilement identifier comme étant le tibia et le péroné. Ils sont suivis de quatre os qui représentent le tarse. Ces os sont plus gros que ceux du greffon et trois d'entre eux ont une forme plus allongée que des tarsiens normaux. Leur taille et leur forme anormales montrent

qu'ils doivent résulter de fusions et qu'ils représentent les huit os qui devraient figurer dans ce tarse. Les trois métatarsiens qui complètent ce régénérat n'ont que deux phalanges chacun. Il n'y a pas de fémur, ce qui correspond aux résultats obtenus par Bischler en 1927. Cet auteur avait constaté qu'un segment de patte désossé régénérait le squelette des parties distales, mais pas son propre squelette.

Triton n° 528. — Le régénérat comporte cinq doigts dont un seul est d'une longueur normale, les autres sont mal individualisés. L'éclaircissement montre que le greffon, qui, après amputation, comportait encore sept os, a été repoussé en direction craniale. La base a régénéré une pièce cartilagineuse, probablement un fémur, qui est dirigée longitudinalement et en sens cranio-caudal par rapport au corps de l'animal. Cet élément est suivi d'une pièce du zeugopode représentée par un seul cartilage assez allongé. L'autopode est formé de six tarsiens disposés irrégulièrement et de cinq doigts incomplets. La direction anormale des os du stylopode et du zeugopode montre que le régénérat, parti de la base, a contourné le greffon.

Triton n° 504. — Un seul os du greffon a été conservé après l'amputation et il a été légèrement déplacé en direction ventro-caudale. La petitesse de ce reliquat explique qu'il n'ait rien donné et qu'il ait été déplacé par le régénérat provenant de la base. Celle-ci a fourni un humérus cartilagineux, de taille normale mais à contour simplifié, dont la partie distale est au niveau du greffon. Distalement, deux cartilages allongés représentent le zeugopode. Le carpe n'a que cinq pièces dont l'une se trouve entre les deux éléments du zeugopode. Les deux premiers doigts ont un squelette complet, tandis qu'il manque une phalange aux deux autres.

Triton n° 520. — Trois os du greffon ont été conservés, dont deux sont fortement réduits. Ils ont été déplacés dorsalement. La base a régénéré un long cartilage qui représente probablement le zeugopode dont les deux os auraient été soudés. Il est suivi de sept carpiens disposés irrégulièrement, et de trois doigts très incomplets.

B. *Perte du greffon.*

Triton n° 10. — Le greffon fut arraché lors de l'amputation. La patte régénérée fut prélevée seulement deux ans plus tard.

Le squelette est parfaitement ossifié. Il se compose d'un zeugopode normal, mais assez court. Le tarse n'a que sept os au lieu de huit. Les cinq doigts ont un squelette complet. Il n'y a pas de fémur, ce qui est conforme aux résultats de Bischler (1927).

Triton n° 502. — Perte du greffon à la suite d'une infection. Le régénérat fourni par la base comprend les deux os du zeugopode, suivis d'un tarse à six pièces et de quatre doigts à chacun desquels il manque une phalange.

Triton n° 503. — Le régénérat possède un fémur à contour sommaire, suivi des deux os du zeugopode plus courts que normalement et de cinq tarsiens seulement. Il n'y a que trois doigts qui portent seulement une phalange chacun.

Triton n° 506. — Greffon résorbé par une infection. Le régénérat se compose du zeugopode, d'un carpe normal et de trois doigts dont deux ont une phalange en moins.

Triton n° 522. — Greffon arraché lors de l'amputation. Le zeugopode et l'autopode, régénérés par la base, sont complets.

Triton n° 524. — Greffon perdu par infection. Le régénérat se compose d'un stylopode, d'un zeugopode et d'un autopode normaux.

Triton n° 525. — Greffon résorbé à la suite d'une infection. Le régénérat présente un stylopode, un zeugopode et un autopode parfaitement constitués.

Résumé et discussion des résultats.

Sur 40 cas ayant donné un résultat :

I. 22 régénérats sont partis du greffon.

II. 7 régénérats sont mixtes.

III. 4 régénérats sont partis de la base, le greffon ayant basculé.

IV. 7 régénérats sont partis de la base, par perte du greffon.

Le tableau suivant résume ces résultats (les chiffres indiquent le nombre de pièces squelettiques).

	Numéros	Stylopode	Zeugopode	T.[1] ou C.[2] greffon	Autopode		Nombre de doigts
					T. ou C. régénérat	T. ou C. total	
I. *Rég. greffon :*							
Tarse	8	0	0	5	3	8	4*
	501	0	0	2	7	9	4*
	512	0	0	7	5	12	3*
	513	0	0	6	3	9	4*
	514	0	0	2	8	10	4*
	515	0	0	6	7	13	5*
	517	0	0	7	6	13	4*
	526	0	0	5	6	11	6*
	527	0	0	7	2	9	4*
	529	0	0	2	8	10	4*
	531	0	0	3	6	9	1*
	532	0	0	3	0	3	0
	533	0	0	2	2	4	0
	534	0	0	6	3	9	0
Carpe.	505	0	0	2	6	8	3
	507	0	0	5	8	13	4*
	508	0	0	5	3	8	4
	510	0	0	3	5	8	4*
	518	0	0	5	4	9	4*
	519	0	0	4	5	9	4*
	521	0	0	3	4	7	4*
	535	0	0	3	2	5	0
II. *Rég. mixte :*							
Tarse	18	0	2	7	8	15	4*
	500	0	1	6	3	9	4*
	516	0	1	3	9	12	5*
	530	0	2	7	4	11	3*
Carpe.	509	0	1	3	7	10	7*
	511	0	2	3	6	9	4*
	523	0	1	5	4	9	4*
III. *Rég. base (greff. basculé) :*							
Tarse	15	0	2	6	4	10	3*
	528	1	1	7	6	13	4*
Carpe.	504	1	2	1	5	6	4*
	520	0	1	3	7	10	3*

[1] Os du tarse.
[2] Os du carpe.
* Les doigts marqués d'un astérisque sont incomplets.

	Numéros	Stylopode	Zeugopode	T.[1] ou C.[2] greffon	Autopode		Nombre de doigts
					T. ou C. régénérat	T. ou C. total	
IV. *Rég. base (perte greffon)* :							
Tarse	10	0	2	0	7	7	5
	502	0	2	0	6	6	4*
	503	1	2	0	5	5	3*
Carpe . . .	506	0	2	0	7	7	3*
	522	0	1	0	7	7	4
	524	1	2	0	7	7	4
	525	1	2	0	7	7	4

[1] Os du tarse.
[2] Os du carpe.
* Les doigts marqués d'un astérisque sont incomplets.

A. Dans 22 cas, la régénération a eu pour point de départ exclusif le segment d'autopode (tarse ou carpe) implanté et intéressé par la section. L'analyse des parties squelettiques régénérées permet de formuler les remarques suivantes.

1. Au point de vue qualitatif, il n'y a eu, dans aucun cas, formation de pièces du stylopode ou du zeugopode. L'autopode transplanté ne reforme donc que de l'autopode.

2. Au point de vue quantitatif, la régénération n'est pas un simple complètement du transplant dans le sens distal. D'une part, le nombre des os néoformés est, dans une certaine mesure, indépendant du nombre de ceux qui ont persisté dans le greffon après l'amputation. Ceci ne saurait surprendre, puisque la régénération procède des parties molles du transplant et non des pièces squelettiques. D'autre part, le nombre total des os tarsiens ou carpiens (ceux du greffon plus ceux du régénérat) est presque toujours supérieur à celui des mêmes os dans un tarse ou un carpe normal.

3. Cependant, on ne saurait conclure que le segment greffé régénère un autopode complet, car ce n'est qu'exceptionnellement que les os du régénérat correspondent numériquement à ceux d'un tarse ou d'un carpe entier.

4. Dans les cas où il y a plus d'os régénérés qu'il n'en faut

pour compléter le squelette du greffon, ces pièces sont toujours petites (voir fig. 4, par exemple).

5. En ce qui concerne le nombre des doigts et des orteils, celui des premiers, régénérés par un greffon de carpe, est généralement normal, tandis que le nombre des orteils produits par un transplant tarsien est très souvent réduit. Presque toujours, il manque une ou plusieurs phalanges.

6. D'une façon générale, les pièces squelettiques régénérées sont plus petites que des os normaux; leur forme et leur disposition sont toujours quelque peu atypiques.

B. Dans 7 cas, la régénération a été mixte, la prolifération s'étant faite à la fois à partir de la base, c'est-à-dire du stylopode porte-greffe, et à partir du transplant. Cette régénération mixte peut être attribuée aux causes suivantes:

a) Petitesse du greffon et déplacement des os restants.

Les cas 509 et 516 rentrent dans cette catégorie. La base a participé à la régénération de l'autopode; le nombre des pièces squelettiques néoformées est donc assez élevé (7 carpiens et 7 doigts dans un cas, 9 tarsiens et 5 doigts dans l'autre).

b) Infection et non-résection ou résection tardive du greffon.

Exemple: n°s 18, 511, 530.

Dans le cas du n° 18, la plus grande partie de l'autopode régénéré provient de la base, la résection du greffon ayant été très tardive. Quant aux n°s 511 et 530, ils ont subi tout de suite une infection, ce qui a permis à la base de produire un début de régénérat qui est venu buter contre le greffon et n'a pas participé à la formation de l'autopode. Celui-ci provient du greffon qui a régénéré après guérison.

c) Reliquat de tissus mous dans le stylopode désossé.

Les n°s 500 et 523 sont dans ce cas. La base a fourni un début de régénérat qui est venu buter contre le greffon, sans participer à la formation de l'autopode.

Ces différents faits montrent qu'une concurrence peut s'établir entre la régénération du greffon et celle de la base. Cependant, grâce à l'obstacle mécanique que représente le greffon, la régéné-

ration de la base est presque toujours inhibée. Dans les nos 500, 511, 523 et 530, les autopodes néoformés ne proviennent que du greffon et le rôle du moignon a été insignifiant.

C. Enfin, dans onze cas, la régénération est partie exclusivement du stylopode porte-greffe, sans participation du transplant. Dans sept cas, le transplant a été purement et simplement perdu. Il s'agit de régénération témoin à partir de la base. Dans les quatre autres cas, le greffon, s'étant déplacé, n'a pas été atteint par la section. Bien que le régénérat ait son point de départ dans la base, le nombre des os tarsiens ou carpiens néoformés est inférieur à la normale: il semble que ce résultat soit dû à une action empêchante exercée par le greffon formant obstacle mécanique.

En résumé, les 26 cas dans lesquels la régénération a eu son point de départ dans le transplant confirment les résultats obtenus par V. Bischler (1926). Cet auteur avait observé six cas de régénération à partir d'un tarse implanté dans la cuisse désossée: il y avait eu reconstitution d'éléments de l'autopode seulement.

Plusieurs faits montrent l'importance qu'il faut attribuer à des influences mécaniques. L'inhibition de la régénération à partir de la base en présence du greffon, les anomalies dans la forme, la taille et la situation des os régénérés, peuvent leur être attribuées. Leur rôle est également mis en évidence dans les déviations et les inhibitions partielles observées lors de régénérations mixtes ou quand le greffon a basculé. (Exemple: os du zeugopode soudés ou raccourcis parce qu'ils viennent buter contre le greffon.)

Chapitre III.

TRANSPLANTATION DE TARSES ET DE CARPES SUR LE DOS OU DANS LA QUEUE

Les expériences de transplantation de segments tarsiens ou carpiens dans le stylopode avaient l'inconvénient de provoquer, dans un nombre important de cas, une compétition entre les activités régénératrices de la base au niveau de laquelle était faite

l'amputation et celles du transplant intéressé par la même section. Il était donc indiqué d'étudier la capacité régénératrice de l'autopode en le transplantant, soit dans une zone n'ayant pas d'activité régénératrice propre (dos), soit dans une région douée de potentialités néoformatrices entièrement différentes (queue).

A. Greffes de tarses et de carpes sur le dos (série B).

1. *Tarses.*

La patte postérieure est amputée à la limite proximale du tarse. Ensuite, l'autopode est dénudé de sa peau, tandis que le métatarse et les phalanges sont enlevés au scalpel. Le tarse ainsi préparé est introduit dans une incision longitudinale pratiquée à mi-longueur du dos, à 3-4 mm. de la crête dorsale. La musculature du lieu d'implantation est un peu cisaillée afin de favoriser la reprise du greffon, puis la peau est refermée par quelques points de suture. Quinze à vingt jours plus tard, le greffon étant bien fixé, la peau est découpée de façon à dégager largement la partie distale du transplant qui est alors réséqué à travers les os du tarse.

Cinq animaux subirent cette opération le 6 avril 1936. Tous les greffons furent placés en position homopleurale et dorso-dorsale. Trois d'entre eux ont fourni un régénérat. Les deux autres, quoique n'ayant subi aucune infection, n'ont pas présenté de régénération, malgré plusieurs résections de la peau et du greffon.

Triton n° 259 (fig. 12). — Un seul os du tarse, probablement le tibial, a été conservé après l'amputation dans le greffon et à la suite des remaniements dus à sa situation anormale. Au bout de plusieurs mois, il se forma une patte miniature dont le squelette cartilagineux se composait de deux tarsiens. L'un, assez gros et allongé, pourrait bien provenir de la fusion de deux pièces. Ces tarsiens sont suivis de trois doigts dont le squelette est incomplet. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 260 (fig. 13). — C'est seulement trois mois après l'amputation que la régénération a commencé par un bourgeon qui avait fini d'évoluer deux mois plus tard et se présentait alors comme un autopode double à dix doigts. L'étude du squelette montre que le greffon a été inversé par erreur. Quatre os ont été

conservés, mais déplacés. Trois d'entre eux sont complétés distalement par du cartilage. Les tarsiens régénérés, disposés en éventail, sont au nombre de huit, ce qui porte le nombre total des pièces

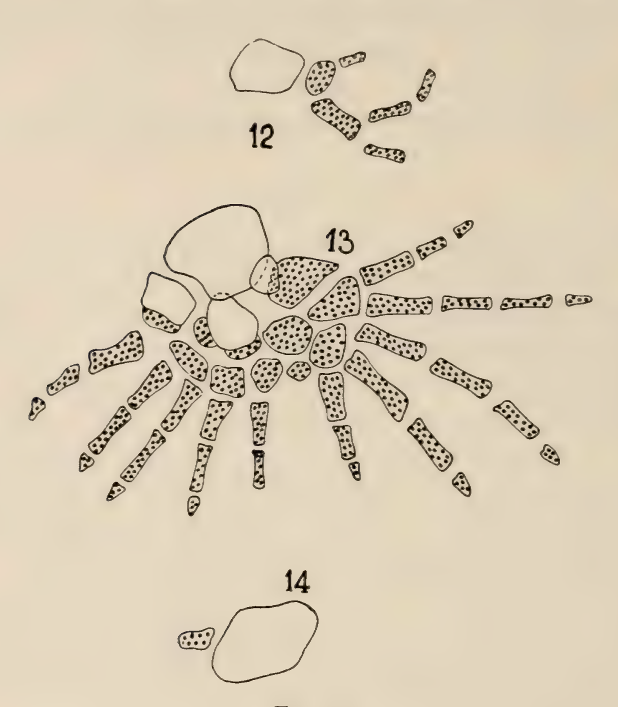


Fig. 12.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 259 (greffe de tarse droit sur le dos).

Fig. 13.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 260 (greffe de tarse droit dans le flanc droit).

Fig. 14.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 248 (greffe de carpe gauche dans le flanc gauche).

du tarse à douze. Les doigts forment deux groupes nettement séparés. Le squelette du premier (cranialement) est complet. Le squelette du second, qui obéit à la règle de symétrie des duplicatures (Bateson), a une phalange en moins à chaque doigt. Il n'y a pas d'élément de zeugopode.

Triton n° 261. — Cet animal n'a commencé à régénérer que trois mois après l'amputation du greffon, alors que la patte amputée par le prélèvement de ce dernier avait déjà reconstitué un autopode à doigts différenciés. Au bout de sept mois, le régénérat consistait en une protubérance arrondie, surmontée d'un seul doigt. L'éclaircissement de la pièce montre que deux tarsiens du greffon ont subsisté et ont donné naissance à un doigt dont le squelette cartilagineux se compose d'un métatarse et de deux phalanges. Il n'y a pas trace de zeugopode.

2. *Carpes.*

Même technique que pour les greffes de tarses. Quatre animaux ont été opérés le 14 mars 1936. L'amputation dans le greffon fut pratiquée quinze jours plus tard. Au bout d'un mois, des bourgeons s'étaient formés, mais, au lieu d'évoluer, ils se mirent à régresser et à se pigmenter. Les pièces furent prélevées en octobre 1936. Trois d'entre elles ne présentaient plus aucun squelette; le greffon était complètement résorbé. Une seule pièce (n° 248, fig. 14) avait encore un tarsien assez gros suivi d'un cartilage néoformé ayant la forme d'une phalange.

A la même date, les régénérats témoins fournis par les pattes où avaient été prélevés les greffons, avaient fini d'évoluer et étaient devenus des autopodes normaux.

Remarques et conclusions.

On pouvait faire le reproche aux expériences de la série A d'être orthotopiques et par conséquent de ne pas exprimer les potentialités exactes des greffons, à cause de l'influence possible du territoire d'implantation. Il était donc intéressant de voir si la transplantation d'un même segment de membre sur un territoire neutre changerait la nature du régénérat produit. On peut constater que:

1. Sur neuf animaux opérés, il n'y a eu que quatre régénérations.
2. Les régénérats sont très petits et très incomplets (sauf le n° 260, cas de duplicature, ce qui correspond aux résultats de Belkin, 1933).

3. Seule la partie distale par rapport au greffon est régénérée. Il n'y a nulle part trace de stylopode ou de zeugopode.
4. L'importance du greffon a une influence sur celle du régénérat.
5. La régression et les remaniements des greffons sont considérables.
6. La régénération débute très tardivement (environ trois mois après l'opération).

La situation très anormale du greffon diminue notablement sa capacité régénératrice (seulement un tiers de résultats positifs). Les nouvelles liaisons nerveuses et vasculaires du greffon nécessitent des remaniements profonds, ce qui entraîne un grand retard dans la régénération et une diminution du blastème régénérateur. L'insuffisance de matériel formateur se manifeste par une diminution des pièces squelettiques régénérées. Ceci confirme l'idée d'une action quantitative exercée par un segment de membre sur la masse du blastème, mais n'exclut pas une action qualitative.

Dans le cas du n° 260, la duplicature est due au renversement du greffon (Gräper 1922, Belkin 1933). Le squelette des autopodes néoformés est moins incomplet que dans les autres cas, ce qui s'explique par la présence d'un reliquat de greffon plus important.

B. Greffes de tarses et de carpes par transfixion dans la queue (série C).

Le segment de membre à greffer est coupé aux ciseaux. On enlève la peau en ayant soin d'en laisser un anneau à chaque extrémité afin que le greffon ne puisse pas glisser trop facilement dans l'incision où il sera implanté. Cette incision est faite au scalpel. Elle est longitudinale, traverse la queue de part en part à un ou deux centimètres de la ceinture pelvienne et n'est séparée des vertèbres que par une très faible épaisseur de tissus mous. De cette façon, on peut espérer fournir au greffon de bonnes conditions d'innervation et de vascularisation. Le segment préparé est introduit en position homopleurale et dorso-dorsale dans la fente pratiquée et il est encore fixé de chaque côté par un point de suture.

Première série.

Dix animaux furent opérés du 15 au 30 novembre 1934 et placés jusqu'au printemps suivant dans une étuve à 23°. Deux animaux perdirent leur greffon. Au bout de deux mois, les huit autres présentaient un petit bourgeon rouge à chaque extrémité du greffon. Un mois plus tard, quatre de ces bourgeons n'avaient pas évolué et ils étaient même recouverts par une peau épaisse. Celle-ci fut grattée à plusieurs reprises au scalpel et les greffons furent réséqués distalement. Malgré cela, ces animaux ne donnèrent pas de résultats intéressants. Six mois après l'opération, leurs greffons avaient engendré, de chaque côté, de petites queues sans squelette, d'environ 2 mm. de longueur, comme il s'en forme par l'introduction de corps étrangers (par exemple du celluloïde) dans le lophioderme de la nageoire caudale. Une radiographie prise le 10 mai 1935 montra que les greffons avaient été presque entièrement résorbés.

Les quatre autres animaux donnèrent les résultats suivants:

Triton nº 80 (fig. 15). — Dans ce cas, après ablation, le membre antérieur gauche avait été dénudé de sa peau, puis implanté par transfixion en position dorso-dorsale, la main à gauche. A droite, la section passait par le coude, et à gauche par les métacarpiens. Le greffon fut réséqué plus tard à travers le carpe. Au bout de quatre mois, la partie distale avait régénéré un autopode à trois doigts. La partie proximale ne présentait plus qu'une légère protubérance recouverte par la peau et fut réséquée à plusieurs reprises sans succès. Sur une radiographie prise onze mois après l'opération, le squelette du régénérat apparaît presque entièrement ossifié. L'éclaircissement de la pièce montre que la partie proximale du squelette du greffon (radius et cubitus) a formé une légère prolifération cartilagineuse sans intérêt, alors que la partie distale, où quatre os du carpe avaient été conservés après résection, a régénéré quatre carpiens encore cartilagineux ainsi que du cartilage complétant les os atteints par la coupe. Les trois doigts sont ossifiés, mais il manque une phalange à chacun d'eux.

Triton nº 104 (fig. 16). — Quatre mois après l'opération, chaque extrémité du greffon avait provoqué la formation d'une petite queue. Celle se trouvant à la partie distale était la plus développée. Une radiographie prise à ce moment montre que les os du greffon ont été déformés et déplacés, mais sont toujours au nombre de huit.

La pièce prélevée et éclaircie un an plus tard présente un tarsien supplémentaire à la partie distale. L'extrémité proximale n'a rien régénéré.

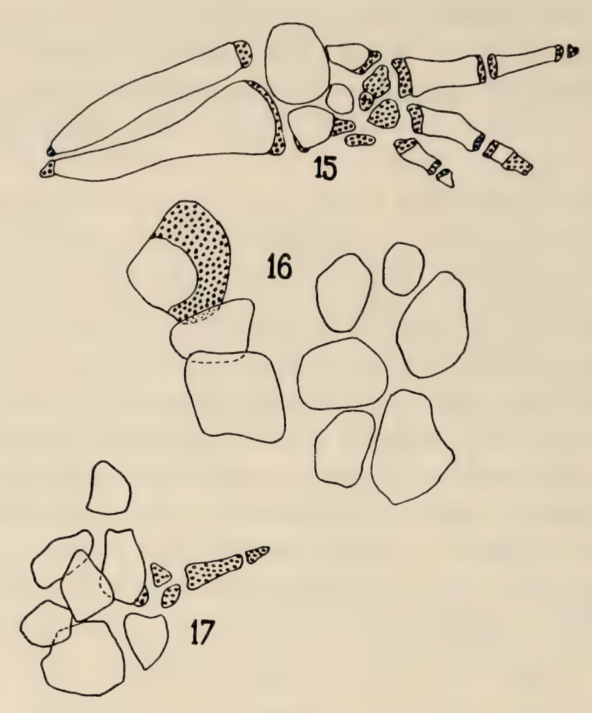


Fig. 15.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 80
(greffe par transfixion de l'avant-bras et du carpe gauche dans la queue).

Fig. 16.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 104
(greffe par transfixion de tarse gauche dans la queue).

Fig. 17.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 109
(greffe par transfixion de la demi-jambe et du demi-pied droits dans la queue).

Triton n° 109 (fig. 17). — Le greffon consistait en un fragment du membre postérieur droit transfixé. A droite, la section passait par l'articulation tarso-métatarsienne et, à gauche, à travers la jambe. Au bout de quatre mois, une petite queue s'était formée distalement, alors que du côté proximal, il n'y avait qu'une légère saillie recouverte de peau. Les deux extrémités furent réséquées.

La partie distale produisit une chimère queue-patte, mais proximalement il n'apparut qu'une protubérance sans intérêt. La pièce éclaircie montre un squelette composé de sept os du tarse, plus ou moins déformés et déplacés, qui sont le reliquat du greffon. L'un de ces os a été le siège d'une légère prolifération cartilagineuse suivie de deux petits tarsiens et d'un doigt à squelette incomplet.

Triton n° 110. — Une radiographie prise quatre mois après l'opération montre que le greffon a été presque complètement résorbé. Proximalement, il ne se produisit aucune régénération. Distalement, il se forma une petite queue avec un axe cartilagineux fixé au reliquat squelettique du greffon, qui ne formait plus qu'une seule masse osseuse.

Deuxième série.

Dix-huit animaux furent opérés de la même façon en août 1935. Deux animaux moururent peu après l'opération, tandis que tous les autres, après plusieurs résections, donnèrent naissance à de petites queues conjonctivo-épithéliales sans intérêt.

Remarques et conclusions.

Ces transfixations offrent le grand intérêt de présenter deux surfaces de régénération possible: l'une proximale et l'autre distale. Elles permettent donc aux greffons une plus libre expression de leurs potentialités que dans les expériences précédentes.

Sur 28 animaux opérés, deux sont morts, deux ont perdu leur greffon, vingt n'ont pas donné un résultat intéressant, et quatre seulement ont fourni un régénérat. La saison ne semble pas avoir joué un rôle primordial dans ces insuccès. Cette série d'opérations appelle les remarques suivantes:

1. Il n'y a que 11% de résultats positifs (trois cas sur 28).
2. Lorsque le greffon est très petit (tarse seul et surtout carpe seul), il est résorbé ou enrobé dans du cartilage et ne régénère pas. Dans les cas les plus favorables, il y a régénération d'une chimère possédant un squelette très rudimentaire.

3. Les régénérats sont petits, aussi bien dans la taille que dans le nombre des pièces.
4. La régénération ne se produit qu'à l'extrémité distale du greffon.
5. Seuls les éléments distaux par rapport au greffon sont reconstitués. Il n'y a jamais ni stylopode, ni zeugopode régénérés.
6. La régression du greffon est fréquente, et les remaniements, souvent considérables, consistent en déplacements d'os et en soudures.
7. Il se forme très souvent des queues ou des chimères lophiodermiques aux extrémités du greffon.
8. La régénération se déclenche très tardivement (deux mois), ce qui correspond à une remarque de Belkin (1934), mais par contre, la calcification du squelette régénéré semble précoce.

Le très faible pourcentage de résultats positifs provient, avant tout, de la grande différence anatomique existant entre le greffon (très petit) et le lieu d'implantation, ce qui rend difficiles les connexions vasculaires et nerveuses. Comme dans la série précédente, les résultats suggèrent l'idée d'une action quantitative liée aux segments greffés, mais rien ne s'oppose à l'existence d'une propriété qualitative localisée. L'insuffisance de matériel squelettogène se traduit par une diminution du nombre des os de l'autopode régénéré. La polarité du greffon se manifeste par une régénération unilatérale produite distalement. La calcification relativement rapide des parties squelettiques régénérées tient peut-être au lieu d'implantation. La formation de petites queues provient simplement de l'excitation à la croissance du territoire queue, par la présence du greffon (Guyénot et Schotté 1926, Bovet 1930). La non-régénération proximale montre que l'influence du segment n'est pas seulement qualitative. Si le greffon n'avait pas aussi une action quantitative, il y aurait production d'un autopode à chaque extrémité.

La conclusion essentielle de ces expériences de greffes de tarses ou de carpes dans le dos et la queue est que, dans aucun cas, la régénération n'a donné naissance à des pièces osseuses du stylo-

pode ou du zeugopode. Comme ici aucune influence de la base ne peut compliquer les résultats, il faut donc en conclure, en conformité avec ce que nous ont appris les greffes à l'intérieur de la cuisse désossée, que l'autopode a des aptitudes régénératrices qualitativement définies et qu'il ne peut jamais produire autre chose que de l'autopode.

Chapitre IV.

TRANSPLANTATION DANS LE STYLOPODE DE TARSES ET DE CARPES EN POSITION RENVERSÉE (SÉRIE D)

Si les potentialités régénératrices de l'autopode sont une expression de la qualité de ce segment, considéré dans son ensemble comme un territoire de régénération, il est évident qu'il doit, en tous points, manifester les mêmes propriétés, sur sa face distale comme sur sa face proximale. Si ses potentialités sont, au contraire, la résultante d'un gradient, décroissant de l'épaule aux doigts, on peut supposer que la capacité régénératrice serait un peu plus grande sur la face proximale de l'autopode que sur sa face distale. C'est pourquoi j'ai pratiqué selon la technique déjà indiquée, dans le stylopode désossé, des transplantations d'autopodes en position renversée, c'est-à-dire la face proximale tournée vers l'extrémité distale du membre.

Sur douze animaux opérés entre le 15 mars et le 15 avril 1934, dix ont survécu. Au bout de deux mois, un examen radiographique ayant été pratiqué avant et après l'opération, les membres porte-greffe furent amputés. Il faut, ici encore, distinguer trois sortes de résultats (voir chapitre II).

1. Régénération à partir du greffon.

Triton n° 25 (fig. 18 et 19). — Six mois après l'opération, le régénérat consistait en un long autopode qui n'évolua plus de façon appréciable jusqu'au prélèvement de la pièce, un an plus tard.

Extérieurement, cet autopode comprend cinq doigts de taille décroissante du premier au dernier. L'examen du squelette montre que les trois ou quatre os du greffon ont donné naissance, distalement, à un nouveau tarse composé de onze ou douze pièces petites

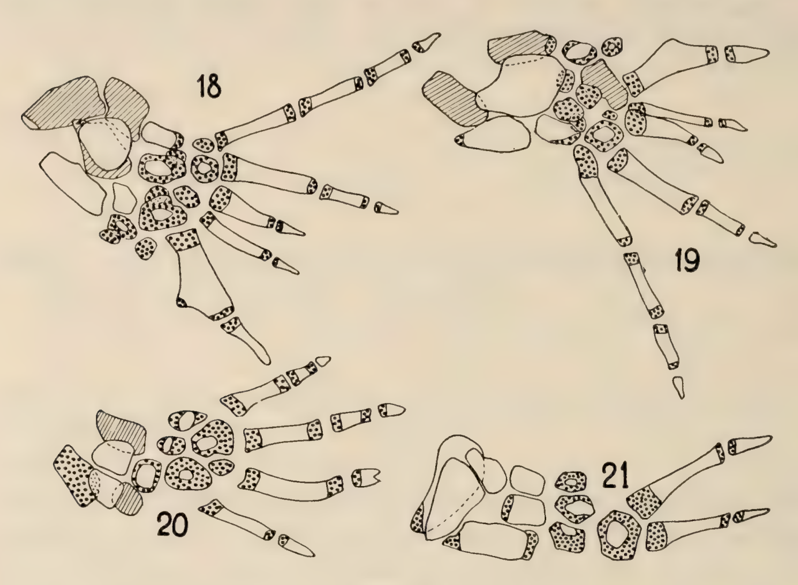


Fig. 18.

Squelette du membre régénéré par l'animal nº 25 (greffe de tarse droit renversé dans la cuisse droite). Vue dorsale.

Fig. 19.

Le même, vue ventrale.

Fig. 20.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 27 (greffe de tarse droit renversé dans la cuisse). Vue dorsale.

Fig. 21.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 28 (greffe de tarse droit renversé).

et plus ou moins ossifiées. Le premier doigt a une phalange supplémentaire alors qu'il en manque une à chacun des autres. Proximalement, deux os allongés, provenant d'une régénération de la base, viennent buter contre le greffon.

Triton nº 27 (fig. 20). — En six mois, cet animal régénéra une patte phocomèle à quatre doigts. Le squelette du greffon comprenait

encore quatre os après l'amputation. Il a été complété par six nouvelles pièces du tarse partiellement ossifiées et quatre doigts ayant chacun une phalange en moins. Proximalement, une pièce cartilagineuse assez allongée et épaisse représente peut-être un début de régénération de la base qui a été enrayée par la présence du greffon.

Triton nº 28 (fig. 21). — Au moment de l'ablation du fémur, les muscles de la cuisse furent laissés en place. Au bout de six mois, la petite patte régénérée avait quatre doigts et sa direction était anormale. Un an plus tard, cette patte s'était allongée et n'avait plus que deux doigts. Presque à son origine, elle formait un coude ankylosé à environ 90°, ce qui lui donnait une direction parallèle au corps, les doigts dirigés en arrière. L'éclaircissement de la pièce montre que les tarsiens du greffon ont subi des remaniements, des soudures, et qu'ils ont donné naissance à quatre nouveaux tarsiens en partie ossifiés. Ceux-ci ne sont suivis que de deux doigts à une seule phalange, bien qu'au début de la régénération, on ait pu en voir quatre, extérieurement. L'absence de trois doigts doit provenir du fait que le blastème de régénération s'est trouvé étranglé par la musculature de la cuisse qui n'avait pas été enlevée (Guyénot 1923, Bischler 1927: Relation entre la masse du blastème et la morphologie du régénérat). Proximalement, une grosse pièce osseuse placée en travers peut être considérée soit comme provenant de la base (zeugopode), ce qui serait confirmé par la direction anormale de la patte (le greffon a basculé), soit comme étant le résultat de soudures dans le squelette du greffon.

2. Régénération mixte (base et greffon).

Triton nº 19. — Quinze jours après l'amputation dans le greffon, il y avait déjà un début de régénération. Six mois plus tard, le régénérat avait fini d'évoluer et présentait une patte phocomèle à six doigts palmés dont les deux premiers étaient très rapprochés l'un de l'autre. La pièce éclaircie montre que deux des tarsiens du greffon sont restés indépendants. Les autres se sont soudés en une masse sans forme déterminée. Le régénérat du greffon consiste en trois tarsiens ossifiés et plus ou moins reliés par des plages cartilagineuses. Ils sont suivis de cinq doigts complets. Du côté

antérieur, mais sur un plan plus ventral, la base a donné naissance à deux os allongés ayant la forme du tibia et du péroné, mais un peu plus courts que normalement. Ces deux pièces sont suivies de deux tarsiens partiellement ossifiés placés l'un devant l'autre, et d'un doigt n'ayant qu'une phalange.

Triton nº 20 (fig. 22). — La pièce fut prélevée dix-huit mois après l'opération. Extérieurement, c'était une patte très courte à

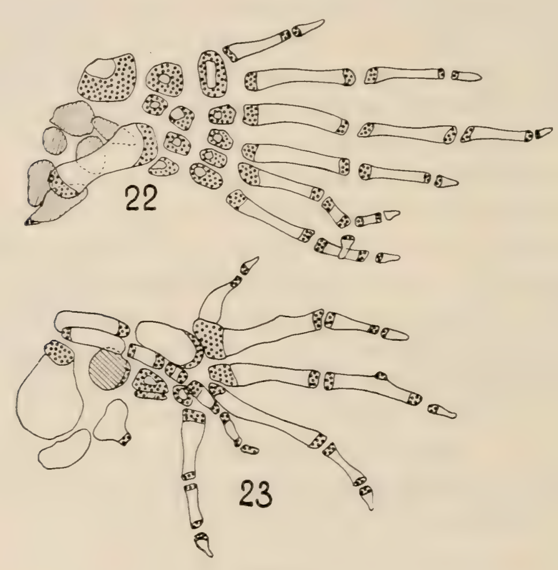


Fig. 22.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 20 (greffe de tarse droit renversé dans la cuisse).

Fig. 23.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 24 (greffe de tarse droit renversé dans la cuisse droite). Vue dorsale.

six doigts. L'examen du squelette révèle que le greffon avait légèrement basculé, ce qui permit à la base de développer un régénérat côte à côte avec celui du greffon. Après l'amputation, celui-ci avait encore six os. Le transplant a donné naissance à sept tarsiens, en partie ossifiés, et à quatre doigts dont le premier n'a qu'une phalange. Ce régénérat est situé cranialement. A côté, mais plus en arrière, la base a fourni un os allongé qui doit être

un tibia. Il est suivi de quatre tarsiens et de deux doigts dont l'un est bifurqué. La régénération du péroné, de quatre des tarsiens et de trois des doigts a été inhibée par la présence du greffon. L'explication de cette inhibition est sans doute la même que pour le nº 28 (rétrécissement de la surface de sortie du régénérat).

Triton nº 21. — Cet animal a également fourni un régénérat consistant en une patte courte à six doigts. Malheureusement, la coloration de la pièce ayant mal réussi, il est difficile d'en donner une interprétation sûre. Il semble bien, cependant, que ce cas soit de même nature que le précédent, sans qu'on puisse préciser quelles sont les parts respectives du greffon et de la base.

Triton nº 24 (fig. 23). — Régénération d'une patte très courte à six doigts irréguliers, séparés en deux séries de trois par une sorte d'articulation longitudinale. L'éclaircissement montre qu'il s'agit d'une régénération mixte greffon-base. Les os du greffon, au nombre de quatre, ayant été légèrement déplacés en direction caudale, la base a pu produire un régénérat réduit (voir cas 28), consistant en une pièce allongée, fendue incomplètement dans sa longueur et qui peut être considérée comme étant un zeugopode. Cette pièce est suivie de cinq autres, partiellement ossifiées et placées sur une seule rangée longitudinale. Les deux premières sont sans doute des tarsiens et les trois autres constituent le squelette d'un doigt. Quant au greffon, il a régénéré quatre tarsiens partiellement ossifiés dont l'un est beaucoup plus développé que les autres et provient peut-être d'une soudure. Les cinq doigts complétant le régénérat du greffon sont incomplets; trois d'entre eux ont une phalange en moins.

Triton nº 30. — L'examen du squelette montre que le greffon a été légèrement dévié en direction craniale. A côté de lui, caudalement, la base a régénéré un os ayant la forme d'un tibia. Sur l'extrémité distale de celui-ci, se trouve soudée une masse osseuse qui doit provenir de la fusion de plusieurs tarsiens régénérés par le greffon et par la base. Plus caudalement, à la place qui devrait être occupée par le péroné, se trouvent deux tarsiens suivis d'un doigt. Quant au greffon, auquel il restait cinq tarsiens après l'amputation, il a fourni une partie de l'amalgame d'os soudés au tibia, plus un gros tarsien placé devant, dont la taille indique qu'il doit aussi résulter de soudures. Il est surmonté de deux

doigts. Une liaison intime des deux blastèmes a eu pour résultat de produire ces soudures qui rendent le squelette régénéré très anormal.

3. Régénération à partir de la base.

Triton n° 26. — Extérieurement, la patte régénérée était courte et présentait cinq doigts. L'examen du squelette montre que le greffon a basculé en direction caudale, ce qui a permis à la base de produire un zeugopode dont le péroné est cependant mal défini, ayant été gêné dans son développement par la présence du greffon. L'autopode a un tarse normal, mais il n'a que quatre doigts dont le troisième a une phalange en moins.

Triton n° 31. — C'est le seul cas de cette série dans lequel il n'y ait pas eu d'amputation dans le greffon. Ceci a déterminé une régénération à partir de la base. Le régénérat comprend un zeugopode appliqué sur le greffon. Il est suivi d'un tarse à cinq pièces seulement et de cinq doigts dont deux ont une phalange en moins.

Remarques et conclusions.

1. Sur les dix résultats obtenus, trois régénérats sont partis du greffon, mais la base a produit un début de régénération qui a échoué contre le greffon. Cinq régénérats résultent d'une combinaison base-greffon. Dans deux cas, la base seule a régénéré (dans un cas, le greffon a basculé et dans l'autre il n'a pas été réséqué).

2. La régénération est de même nature que dans la série où tarses et carpes sont en position normale: seuls les éléments distaux par rapport au greffon sont régénérés. Il n'y a pas trace de zeugopode ou de stylopode régénérés par le greffon.

3. La régénération est un peu plus lente à se déclencher que si le greffon était en position normale.

4. L'action de la base n'est jamais complètement inhibée et les régénérations mixtes sont fréquentes.

5. L'orientation de cette régénération proximale (en sens inverse sur l'axe longitudinal) est la même que celle que l'on obtiendrait par greffe d'un segment hétéropleural en position normale. Il n'y

a pas de duplicature, malgré l'orientation anormale du régénérat par rapport au lieu d'implantation, ce qui est contraire à une observation de GRÄPER (1922).

Les autres faits (nombre, taille, forme des pièces squelettiques régénérées) sont les mêmes que pour la série A.

En résumé, le sens du fragment implanté n'importe pas, qualitativement : ses potentialités sont les mêmes, qu'il soit en position normale ou en position renversée. Dans ce dernier cas, l'axe antéro-postérieur subissant une rotation de 180°, l'orientation du régénérat se fait selon la règle de Harrisson (GRÄPER 1922). Cette différence d'orientation est utile pour distinguer les régénérats provenant de la base de ceux provenant du greffon. D'après les résultats obtenus dans cette série et par les greffes dans la queue, on peut constater que la polarité sur l'axe longitudinal est proximo-distale, si le fragment a la possibilité de régénérer dans les deux sens, mais qu'elle est inversée (disto-proximale), si la régénération normale est inhibée. On peut attribuer le léger retard de la régénération du greffon à l'établissement de nouvelles connexions vasculaires et nerveuses (BELKIN 1934). C'est ce retard qui permet souvent à la base de fournir un début de régénération.

CHAPITRE V.

POTENTIALITÉS DE DEUX AUTOPODES JUXTAPOSÉS

Les expériences précédentes ont montré qu'un autopode, où qu'il se trouve transplanté, manifeste toujours des potentialités régénératrices définies et limitées à la néoformation de parties autopodiques (tarse ou carpe; métatarse ou métacarpe, orteils ou doigts). On peut donc envisager une détermination d'ordre qualitatif.

Cette conclusion n'exclut pas une influence quantitative de la masse transplantée, puisque le volume du régénérat (nombre de pièces du tarse ou du carpe, nombre des doigts) dépend, dans une

certaine mesure, de la masse du transplant qui subsiste après l'amputation.

Les expériences dont il sera question dans ce chapitre avaient pour but de rechercher si la détermination qualitative de l'autopode pouvait être ramenée à une question d'ordre quantitatif. On pouvait, en effet, imaginer que si le stylopode régénère zeugopode et autopode, tandis que l'autopode ne reforme que de l'autopode, cette différence pouvait être due à ce que la cuisse amputée forme un plus volumineux blastème de régénération que le pied.

C'est pourquoi j'ai cherché à doubler la masse du blastème régénératif en transplantant côte à côte et suivant diverses orientations, deux autopodes, soit à l'intérieur du stylopode désossé et en grande partie évidé, soit dans le dos. La question était de savoir si les deux transplants contribueraient à la formation d'un seul blastème géant, évoluant à la façon d'une partie unique, ou si les deux transplants, gardant leur autonomie, agiraient côte à côte en produisant une chimère.

1. Greffe de deux autopodes dans le stylopode (série E).

La greffe des deux tarses ou carpes a été pratiquée respectivement dans la cuisse ou le bras droits, selon une technique analogue à celle employée dans la série A. Le greffon gauche était placé tantôt sur le greffon droit, tantôt dessous, mais toujours en position proximo-distale. L'axe antéro-postérieur du greffon gauche était donc inversé. Le nerf sciatique ou brachial était amené entre les deux greffons dans l'espoir d'assurer rapidement une innervation convenable. L'amputation fut pratiquée après la greffe. Vingt animaux ont été opérés en juin 1934 et huit en mai 1936. Huit ont perdu leurs greffons (souvent expulsés par des contractions musculaires à cause de leur gros volume), six sont morts avant d'avoir fourni un régénérat complet. Les quatorze autres ont donné les résultats suivants:

A. *Régénération à partir des greffons.*

Triton n° 34 (fig. 24 et 25). — Ce sujet fut réamputé à travers les greffons un mois après l'opération. Une petite patte se développa. Une radiographie prise neuf mois après la résection montra que le squelette du régénérat était encore très mal ossifié; il n'ap-

paraissait presque pas, alors que le squelette régénéré de la patte témoin (gauche) était parfaitement net. Au moment où la pièce fut prélevée, un an et demi après l'opération, c'était une patte courte à trois doigts dont le dernier était très petit. L'éclaircissement montra que le greffon tarse gauche (dessus) avait sept os et le greffon tarse droit (dessous) cinq os, après la résection. Les deux pièces distales du tarse droit ont subi une légère prolifération cartilagineuse. Le tarse néoformé qui fait suite et qui est formé de cinq pièces, est suivi de trois doigts dont deux ont une phalange en moins. Il est probable que seul le tarse droit a participé à cette régénération, car cette dernière est sur le même plan que lui et ce greffon a tous ses axes normaux. De plus, il a subi une légère prolifération distalement. La plus grosse des pièces du tarse régénéré semble provenir d'une soudure. Il n'y a en tout cas pas trace de zeugopode.

Triton nº 42 (fig. 26). — Sur une radiographie prise neuf mois après la résection, le squelette du régénérat apparaît à peine, alors que celui du régénérat témoin (patte gauche) est déjà nettement visible. La patte néoformée n'a qu'un gros doigt. Au moment du prélèvement de la pièce, huit mois plus tard, il n'y avait toujours que ce doigt unique inséré sur un gros moignon formé par les deux greffons. Le tarse gauche (greffon supérieur) possède encore cinq os, alors que le tarse droit (dessous) en a huit. Le régénérat, qui est sur le même plan que le tarse droit greffé, se compose de deux tarsiens dont l'un est beaucoup plus gros que l'autre, et d'un doigt à deux phalanges. Ce régénérat est encore cartilagineux. Ce cas est à rapprocher du précédent. D'après sa position, le régénérat provient du tarse droit. Il est très incomplet parce que le blastème a été étranglé par la cicatrisation. Cette régénération tardive est due probablement à une innervation défectueuse. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 46. — Les greffons furent réséqués un mois après la greffe. Le régénérat consistait en une patte courte qui fut radiographiée huit mois plus tard. Son squelette est peu visible sur la radiographie. L'éclaircissement montre que les deux greffons sont restés en place et que le tarse régénéré se compose de cinq os. Les cinq doigts sont complets. Il n'y a aucune pièce qui puisse être interprétée comme appartenant au zeugopode.

Triton nº 56. — Dans ce cas, une nouvelle résection intéressant les transplants fut pratiquée un mois et demi après l'opération, alors qu'il y avait déjà un début de régénération. Une radiographie prise huit mois plus tard montre le squelette du régénérat déjà calcifié. Les deux greffons sont bien en place et ils ont donné naissance à un tarse surmonté de quatre doigts. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 292. — L'examen du squelette régénéré permet de constater que les greffons avaient été réduits par une infection et ne présentaient plus que deux os. Ceux-ci sont suivis d'un carpe comprenant huit pièces et de cinq doigts. La base a tout de même formé un os allongé qui vient buter contre les restes des greffons. Six autres doigts, qui apparaissent extérieurement, n'ont pas de squelette. La position du reliquat des greffons ainsi que la nature du régénérat semblent bien indiquer que seuls les greffons ont participé à la régénération distale. Il n'y a pas trace de zeugopode à partir des carpes greffés.

Triton nº 293 (fig. 27). — Ce cas est comparable au précédent. La pièce fut prélevée cinq mois après la greffe. C'était une patte courte, à trois doigts, dont deux étaient dédoublés. L'examen du squelette montre que la base a fourni un début de régénération consistant en un long cartilage dédoublé qui semble appartenir au zeugopode et qui vient buter contre le reliquat du greffon formé seulement de deux carpiens. Ceux-ci ont subi une légère prolifération cartilagineuse et sont suivis de cinq nouveaux carpiens surmontés de trois doigts dont l'un est dédoublé à partir du métacarpe. Il manque deux phalanges et un métacarpien. A la suite du greffon, on n'aperçoit aucune pièce pouvant appartenir au zeugopode.

Triton nº 295 (fig. 28 et 29). — Après éclaircissement du régénérat qui consistait en une patte courte à quatorze doigts, la détermination des os fut rendue difficile à cause de l'enchevêtrement et de la superposition des différentes parties. Un premier examen montrait l'existence d'un squelette dans huit des doigts. La pièce fut disséquée afin de séparer les deux greffons et leurs régénérats. On peut voir (fig. 28 et 29) que chaque greffon avait produit un autopode. Le greffon gauche, qui était dessus, avait quatre carpiens. Il y a six nouveaux carpiens et trois doigts (l'un

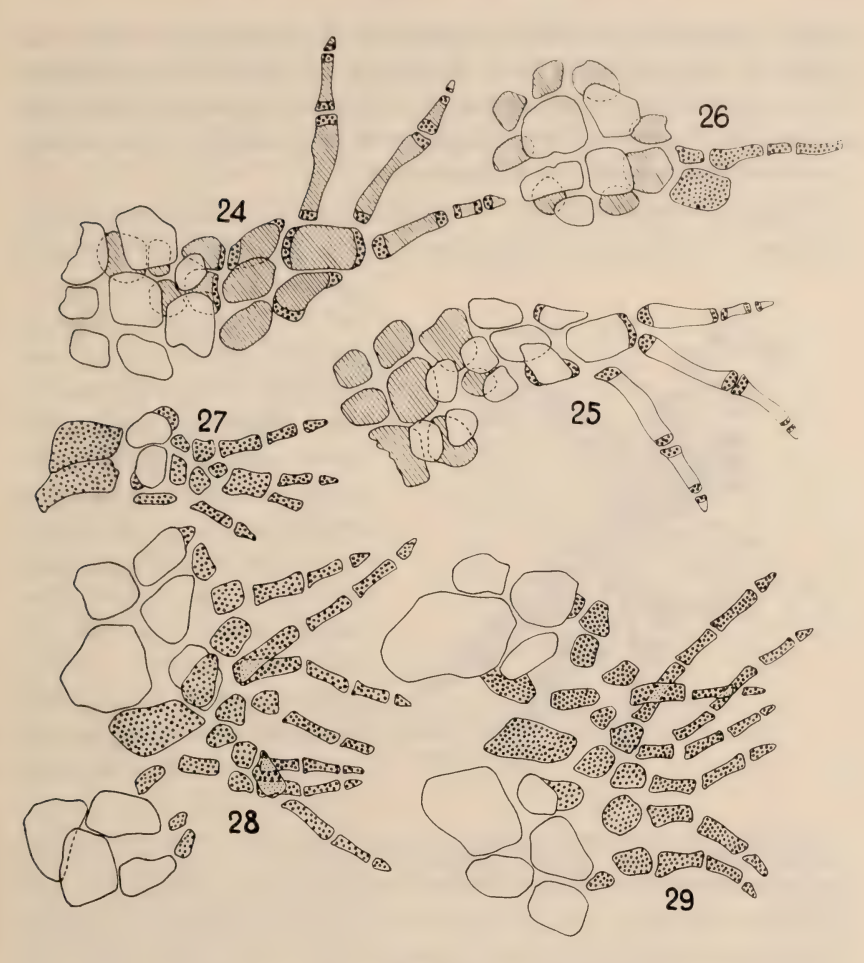


FIG. 24.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 34
(greffe de deux tarses en position normale dans la cuisse droite). Vue dorsale.

FIG. 25.
Le même, vue ventrale.

FIG. 26.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 42
(greffe de deux tarses en position normale dans la cuisse droite). Vue dorsale.

FIG. 27.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 293
(greffe de deux carpes dans le bras droit).

FIG. 28.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 295
(greffe de deux carpes dans le bras droit). Vue dorsale.

FIG. 29.
Le même, vue ventrale.

d'eux fut arraché pendant la dissection). Le greffon droit (dessous) formé de cinq carpiens en a régénéré huit, suivis de cinq doigts. Il manque quelques phalanges. Il n'y a pas trace de zeugopode et l'on peut constater que chaque greffon a manifesté ses propres potentialités, comme s'il avait été seul.

Triton nº 296 (fig. 30). — Régénération de deux autopodes accolés. L'examen du squelette montre que chaque greffon a produit son propre régénérat. Le carpe droit (dessous) présente sept os qui ont régénéré une petite main à deux doigts. Le carpe n'est formé que de deux cartilages assez gros, provenant probablement de soudures. Il y a un seul métacarpien surmonté de trois phalanges placées les unes à côté des autres. L'autre greffon possède six carpiens en partie complétés par du cartilage. Quatre nouveaux carpiens leur font suite. Trois doigts incomplets terminent ce régénérat. Les différences de plans montrent que chaque greffon a produit une régénération autonome. Il n'y a pas trace de zeugopode.



Fig. 30.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 296 (greffe de deux carpes en position normale dans le bras droit). Vue dorsale.

B. *Régénération à partir de la base.*

Triton nº 36 (fig. 31). — Les greffons n'ont pas été intéressés par l'amputation. Une radiographie prise dix mois après l'opération montre un régénérat dont le squelette est déjà bien ossifié. On distingue un zeugopode et un autopode. La figure 27 montre que le greffon gauche (dessus) comptait huit os et le greffon droit cinq os. Le zeugopode régénéré est tout à fait normal. L'autopode possède un tarse complet, mais la disposition des os n'est pas normale. Les cinq doigts sont incomplets. Ce type de régénérat

correspond à celui qu'on obtient à partir du stylopode, après extraction du fémur et amputation dans la cuisse. Il est donc correct d'interpréter ce régénérat comme provenant de la base. L'absence de régénération à partir des greffons s'explique par le fait qu'ils n'ont pas été réséqués. Ceci a permis à la base de manifester ses propres potentialités qui correspondent à celles observées par BISCHLER (1927).

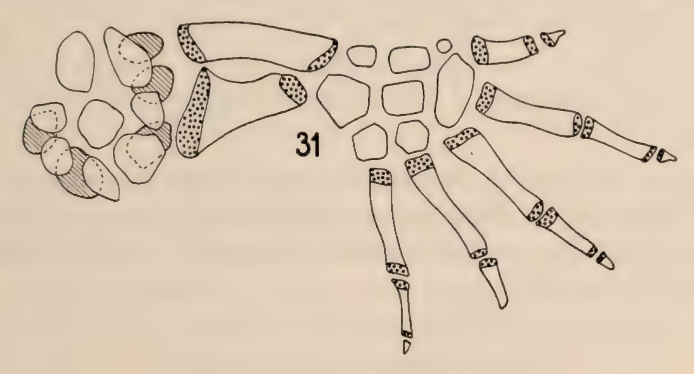


FIG. 31.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 36 (greffe de deux tarses en position normale dans la cuisse droite). Vue dorsale.

Triton n° 40. — Cas analogue au précédent. L'examen du squelette par radiographie et éclaircissement montre que les pièces des greffons se sont plus ou moins amalgamées. Le zeugopode régénéré est normal, quoique un peu court. Il fait suite à la partie craniale des greffons et il n'est pas dans le même plan que ceux-ci. L'autopode n'a que quatre doigts. L'absence de résection des greffons ainsi que l'angle formé entre le plan de ceux-ci et celui du régénérat permettent de conclure à une régénération à partir de la base.

Triton n° 47. — Pas de résection des greffons. Sur une radiographie prise dix mois après la greffe, on peut voir les greffons suivis d'un zeugopode et d'un autopode à cinq doigts. Ces deux segments paraissent normaux. La coloration de cette pièce n'ayant pas réussi n'apporte pas de renseignements plus précis. Ce cas semble être analogue aux deux précédents.

Triton nº 48. — La résection des greffons ne fut pas effectuée. Sur une radiographie prise dix mois après la greffe, ainsi que dans la pièce éclaircie, on voit que les greffons sont suivis d'un zeugopode et d'un autopode. Le régénérat qui fait suite est dans le plan horizontal (normal) et forme un angle de 45° avec le plan des greffons, ceux-ci ayant basculé autour de l'axe longitudinal. Le zeugopode régénéré est court. L'autopode est normal. Le régénérat et les greffons étant sur des plans différents, il est certain que la régénération a eu la base pour point de départ.

Triton nº 50. — Le greffon n'ayant pas été réséqué, la base a régénéré un zeugopode et un autopode, comme dans les cas précédents.

Triton nº 291. — Le greffon ayant été en grande partie arraché par la résection, la base fournit un régénérat qui se développa très vite. La pièce éclaircie montre un squelette complet de zeugopode et d'autopode.

Remarques et conclusions.

1. Sur 28 animaux opérés, six sont morts et huit ont perdu leurs greffons. Il n'y a que 14 résultats, ce qui représente 50% des cas.

2. Six fois sur 14, la régénération est partie de la base, le greffon n'ayant pas été réséqué.

3. Dans les régénérats provenant des greffons (huit cas) il n'y a jamais eu formation de squelette du zeugopode ou du stylopode. Chaque tarse ou carpe greffé régénère comme s'il était seul, c'est-à-dire restitue la partie distale qui lui manque. Les remarques faites précédemment sont valables pour cette série où deux autopodes sont régénérés côte à côte. On obtient, dans les cas où les deux greffons ont participé à la régénération, un autopode à pièces squelettiques nombreuses, provenant de la fusion de deux pieds ou deux mains incomplets.

4. Dans les régénérations combinées des deux greffons, des différences de plans ou de directions permettent de reconnaître leur part respective dans l'établissement du régénérat ainsi que les influences mécaniques qui se sont exercées.

5. L'un des greffons inhibe souvent la régénération de l'autre. Généralement, même s'il est moins complet que l'autre, le tarse ou carpe homopleural inhibe le greffon hétéropleural. Si les deux greffons régénèrent, le régénérat de l'autopode homopleural est le plus complet.

6. Il arrive que des doigts sans squelettes soient néoformés.

7. La régénération est toujours tardive, ce qui entraîne parfois une morphologie incomplète du régénérat due à un étranglement cicatriciel (cf. GUYÉNOT et SCHOTTÉ 1923).

8. Dans les régénérations provenant de la base, il n'y a pas de retard, et les différents segments ont un squelette normal.

En définitive, les résultats mettent à nouveau en évidence la propriété qualitative des segments transplantés. En effet, on peut constater qu'une masse de matériel formateur plus grande que la normale se traduit par un plus grand nombre de pièces de l'autopode, mais jamais par la formation d'un zeugopode ou d'un stylopode.

2. Transplantation sur le dos (série F).

A. *Tarses.*

Les deux tarses ont été préparés selon la méthode décrite, superposés comme dans la série E et introduits dans une fente longitudinale pratiquée dans la musculature du dos (voir détails dans la série B).

a) Dans un premier lot de dix animaux opérés entre le 1er et le 15 septembre 1935, les greffons furent implantés sur le côté droit du dos. La médiocrité des résultats obtenus doit être attribuée à trois facteurs: 1° la saison tardive, 2° une forte infection, 3° la situation et le volume des greffons (reprise difficile et expulsion fréquente). Cinq animaux moururent infectés. Deux perdirent leurs greffons au moment de la résection. Deux autres ne fournirent pas de régénérat.

Triton n° 203. — C'est seulement deux mois et demi après la résection que la régénération débuta, mais elle évolua rapidement. Elle consistait en une petite patte phocomèle à trois doigts. La

pièce éclaircie montre que les os restants des greffons se sont soudés en une masse unique qui a proliféré distalement pour former une pièce cartilagineuse allongée, suivie de trois doigts.

b) Dans une deuxième série, six animaux furent opérés en avril 1936. Au début de juillet, la peau du dos avait recouvert tous les greffons qui furent réséqués pour la seconde fois. Ce n'est qu'au début de septembre, c'est-à-dire près de cinq mois après l'opération, que les premiers bourgeons de régénération firent leur apparition. Dans deux cas il n'y eut pas de régénération. Les quatre autres animaux donnèrent les résultats suivants:

Triton nº 279 (fig. 32 et 33). — Trois semaines après l'apparition du bourgeon de régénération, une petite patte double était déjà formée. Elle fut prélevée deux mois plus tard. C'était alors une patte phocomèle à sept doigts, implantée obliquement. La pièce éclaircie montre que le greffon droit (dessous) avait encore quatre os après résection, et le tarse gauche six. Il est clair que chaque tarse a régénéré comme s'il était seul. Il est cependant difficile de tracer exactement la frontière entre les deux néoformations. Les pièces distales des greffons ont subi des proliférations cartilagineuses. Il n'y a que quatre nouveaux tarsiens suivis de sept doigts dont trois semblent appartenir au greffon tarse droit. Plusieurs doigts, en particulier ceux du greffon gauche, sont incomplets. Quelques-uns sont déjà partiellement ossifiés. On ne voit aucune pièce pouvant appartenir au zeugopode.

Triton nº 280. — Ce cas est analogue au précédent. La régénération ne débuta qu'au bout de cinq mois et produisit deux autopodes: l'un à trois, l'autre à quatre doigts. L'éclaircissement montre que les greffons ont régénéré seulement trois tarsiens, surmontés de sept doigts. Comme dans le cas précédent, un fait remarquable est le nombre très faible de tarsiens régénérés. Tout le squelette néoformé est cartilagineux et trois des doigts sont incomplets. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton nº 282 (fig. 34 et 35). — Dans ce cas également, les greffons ont fourni chacun un autopode incomplet à cinq doigts. Dès le début de la régénération, cinq mois après la greffe, deux points rouges montraient que le bourgeon était dédoublé. En examinant le squelette, on voit que le greffon ventral (tarse droit) a trois os et le greffon dorsal huit os. Le tarse gauche a régénéré

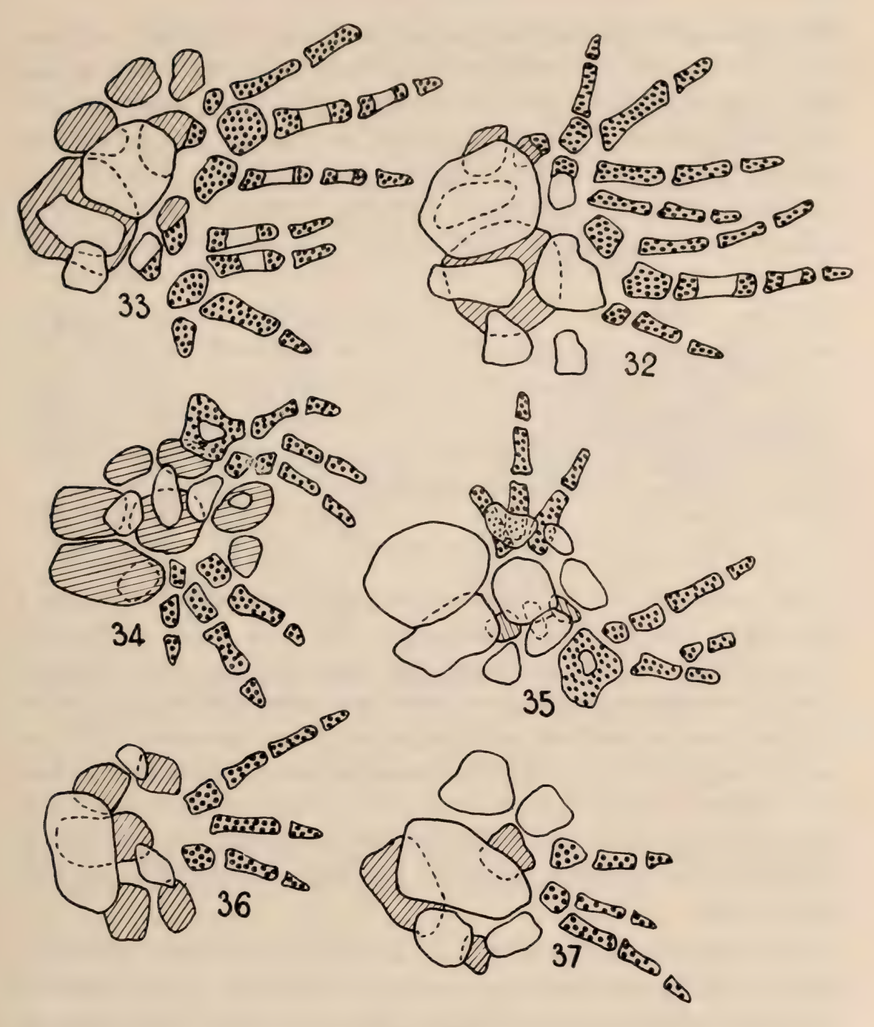


Fig. 32.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 279 (greffe de deux tarses en position normale sur le dos). Vue ventrale.
Fig. 33.
Le même, vue dorsale.
Fig. 34.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 282 (greffe de deux tarses dans le flanc droit). Vue ventrale.
Fig. 35.
Le même, vue dorsale.
Fig. 36.
Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 286 (greffe de deux carpes dans cuisse droite). Vue ventrale.
Fig. 37.
Le même, vue dorsale.

une grosse pièce de cartilage en forme d'anneau qui doit provenir de la soudure de plusieurs tarsiens. Deux petits cartilages qui lui font suite sont sans doute aussi des tarsiens. Ce régénérat est complété par trois doigts auxquels il manque des phalanges. Quant au tarse droit, il a régénéré deux tarsiens et trois doigts; il manque aussi des phalanges. On peut constater que les deux autopodes ont des directions fort différentes. Les tarsiens régénérés sont très peu nombreux et il n'y a pas de pièce de zeugopode.

Triton n° 283. — Au bout de cinq mois, la régénération commença par un bourgeon dédoublé d'où se développèrent six doigts. La coloration de la pièce ayant mal réussi, les os du squelette sont difficiles à identifier. On peut voir cependant qu'il y a peu de tarsiens régénérés et qu'il manque des phalanges à plusieurs doigts. On n'aperçoit pas d'élément de zeugopode.

B. *Carpes.*

Six animaux ont été opérés selon une technique analogue à celle de la série E. Les opérations eurent lieu entre le 18 et le 25 avril 1936 et c'est seulement en septembre que les régénérats firent leur apparition. A ce moment, la régénération des pattes témoins (pattes gauches) était terminée. Dans trois cas il n'y eut pas de régénération malgré plusieurs résections cutanées. Il faut en attribuer la cause à la petitesse des greffons, surtout après leur résection, ainsi qu'à leur situation très anormale (innervation et vascularisation difficiles). Voici les résultats obtenus dans les trois autres cas:

Triton n° 286 (fig. 36 et 37). — Le régénérat se présentait sous la forme d'une courte patte avec un gros doigt central entouré de quatre petits doigts en touffe. On peut voir sur les dessins de la pièce que le carpe gauche (greffon dorsal) avait encore cinq os après la résection, alors que le carpe droit n'en avait que trois. La néoformation consiste en deux carpiens seulement, surmontés de trois doigts incomplets. Il est à noter que cette patte présentait cinq doigts extérieurement. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 287. — La régénération fut aussi tardive que dans le cas précédent. Le petit reliquat des os des greffons a été englobé dans du cartilage. Cette masse est suivie du régénérat qui consiste en un carpe à quatre pièces et quatre doigts incomplets. On ne

voit pas d'élément pouvant appartenir au zeugopode. Le régénérat semble n'être parti que de l'un des greffons.

Triton n° 288 (fig. 38 et 39). — La régénération débuta au bout de cinq mois. Il se forma une petite patte qui comprenait cinq doigts. L'éclaircissement montre que le carpe droit (greffon ventral) n'avait plus qu'un os assez gros (provenant peut-être de soudures) et que le carpe gauche avait encore quatre os. Quatre

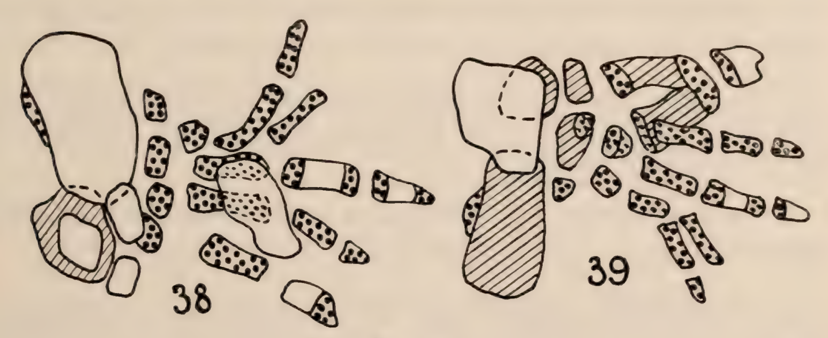


Fig. 38.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 288 (greffe de deux carpes dans flanc droit). Vue dorsale.

Fig. 39.
Le même, vue ventrale.

carpiens seulement ont été néoformés et les cinq doigts ont un squelette incomplet. L'un des métacarpiens est curieusement dédoublé, comme on peut le voir sur la figure 39. Il n'est pas possible de délimiter la part de chacun des greffons dans la construction de ce régénérat, mais la disposition des carpiens, ainsi que celle des doigts, indique bien qu'ils ont participé tous deux à la néoformation qui ne comporte aucun élément du zeugopode.

Remarques et conclusions.

1. En général, les résultats sont les mêmes que ceux de la série E. Sur 22 animaux opérés, indépendamment des décès, le pourcentage des résultats positifs est faible (50%), ce qui semble dû à la situation très anormale des greffons.

2. Il n'y a jamais de zeugopode ni de stylopode régénéré, mais un autopode dont les pièces sont beaucoup plus nombreuses que normalement (cependant moins nombreuses que dans la série E).

3. Il est difficile de déterminer quelle a été la part de chacun des greffons dans l'élaboration du régénérat. Cette difficulté existe d'ailleurs dans toutes les séries de greffes doubles.

4. Dans plusieurs cas, un seul des greffons a régénéré (inhibition du greffon hétéropleural par le greffon homopleural).

5. Quelques régénérats présentent des doigts sans squelette, ce qui montre que le squelette n'exprime pas toujours exactement les potentialités morphogènes.

6. La régénération est encore plus tardive que dans la série précédente, ce qui est en rapport avec le lieu d'implantation.

En définitive, l'absence totale de zeugopode ou de stylopode confirme que les éléments de zeugopode obtenus dans la série précédente (par non-résection des greffons) avaient été formés par la base. On peut donc conclure, plus affirmativement encore, à une action qualitative du segment greffé.

3. Transplantation de deux autopodes en position renversée dans le stylopode (série G).

La greffe de tarses ou de carpes a été faite dans la cuisse ou le bras droit, selon une technique analogue à celle décrite pour la série E, l'axe longitudinal étant renversé par rapport au lieu d'implantation. Cette opération fut pratiquée en septembre 1934 sur une première série de six animaux amaigris par une longue captivité. Un seul a survécu et a donné un résultat. Une deuxième série de douze animaux de second choix fut opérée en mars 1935. Quatre tritons moururent prématurément et trois autres perdirent leurs greffons au moment de la résection. Six animaux furent opérés en juillet 1936. L'un mourut et deux autres perdirent leurs greffons.

Voici les résultats obtenus dans les neufs cas de réussite:

A. *Régénération à partir des greffons.*

Triton n° 138. — Le régénérat fut prélevé neuf mois après l'opération. Malgré cela, le squelette était encore incomplètement ossifié. Le greffon ventral (tarse droit) est représenté par une masse osseuse provenant de soudures. Il ne reste que deux os du greffon dorsal (tarse gauche). Il y a huit tarsiens néoformés suivis de six doigts dont l'un est dédoublé. Plusieurs phalanges sont absentes. Il est difficile de dire si ce régénérat résulte d'une action combinée des deux greffons ou si seul l'un d'entre eux lui a donné naissance. Cependant, des superpositions dans les doigts ainsi que la direction très divergente de trois d'entre eux par rapport aux autres, sont nettement en faveur de la première hypothèse. Il n'y a en tout cas pas trace de zeugopode.

Triton n° 140. — Sur une radiographie prise deux mois après l'opération, on aperçoit à peine le squelette régénéré, mais les greffons sont très nets. L'examen de la pièce éclaircie permet de constater que ces greffons se sont légèrement déplacés latéralement l'un par rapport à l'autre, mais sont restés sur des plans différents. La partie néoformée qui fait suite est placée devant le greffon dorsal (tarse gauche). Elle comprend cinq tarsiens disposés normalement, suivis de trois doigts complets. Le tout est partiellement ossifié. Ce régénérat ne doit provenir que du tarse gauche, étant donnés sa nature, sa position et le fait que le greffon tarse droit se trouve un peu en arrière, ce qui a dû inhiber sa régénération. Il n'y a pas trace de zeugopode.

Triton n° 148. — Régénération d'une patte courte où les doigts étaient dédoublés en une série de deux (dessus) et une série de quatre (dessous). En examinant le squelette, on voit que le greffon ventral (droit) a sept os et le greffon dorsal trois os, dont l'un, très développé, provient probablement de soudures. Les faits permettent de conclure à une régénération combinée des deux greffons. Il y a sept nouveaux tarsiens dont cinq proviennent du greffon droit. Quatre doigts complètent la régénération du tarse droit. Les deux tarsiens et les deux doigts qui forment le régénérat du tarse gauche sont sur un plan différent. Il n'y a pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 149 (fig. 40 et 41). — La pièce fut prélevée dix mois après l'opération. On peut voir qu'il restait six os au greffon dorsal (tarse gauche) et deux os au tarse droit. Ce dernier semble avoir subi des soudures. Chaque greffon a produit un régénérat. Il est facile de constater que le greffon ventral a régénéré cinq tarsiens et deux doigts. Le greffon dorsal a fourni sept tarsiens et cinq

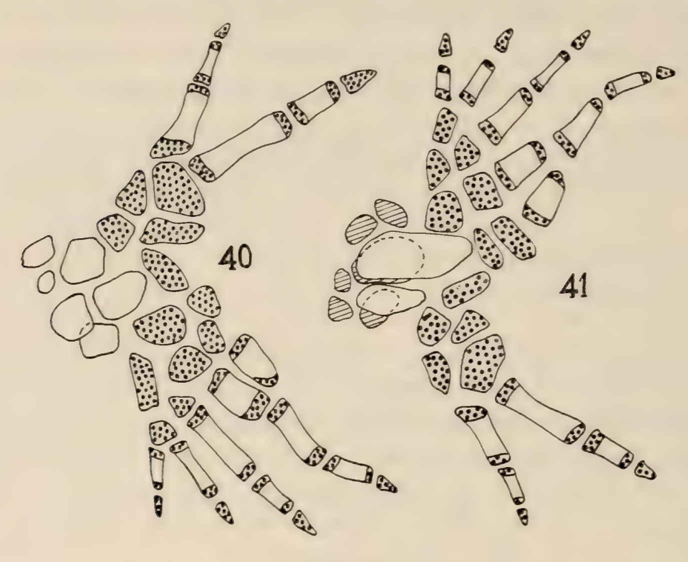


Fig. 40.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 149
(greffe de deux tarses en position renversée dans la cuisse droite). Vue dorsale.

Fig. 41.
Le même, vue ventrale.

doigts incomplets. La morphologie des régénérats est donc proportionnelle à la quantité de matériel restant dans les greffons. On ne voit pas de pièce squelettique susceptible d'appartenir au zeugopode.

Triton n° 330 (fig. 42 et 43). — Au moment de la greffe, un peu de zeugopode fut laissé avec les carpes greffés, afin que ces derniers ne fussent pas trop diminués par la résection. Au bout d'un mois apparurent les premiers signes d'une régénération et vingt jours plus tard les doigts commençaient à s'individualiser. La pièce fut prélevée quatre mois et demi après la greffe. La patte

phocomèle néoformée avait cinq doigts irrégulièrement disposés. Comme on peut le voir sur le dessin de la pièce éclaircie (fig. 43), l'un des greffons (carpe gauche) avait conservé cinq os; l'autre (carpe droit) trois os. Le carpe régénéré comprend huit carpiens, irrégulièrement disposés, et trois d'entre eux sont sur un plan différent. Quelques os des greffons ont légèrement proliféré distalement. Sur les cinq doigts visibles extérieurement, trois seulement ont un squelette. La direction de ces doigts est anormale et leur



Fig. 42.
Squelette de la patte régénérée par l'animal n° 330 (greffe de deux carpes renversés dans le bras droit). Vue dorsale.

Fig. 43.
Le même, vue ventrale.

squelette est incomplet. L'irrégularité de l'autopode régénéré montre que les deux greffons ont participé à sa formation, sans qu'il soit possible de déterminer la part de chacun d'eux. Il n'y a en tout cas pas trace de zeugopode.

Triton n° 331 (fig. 44). — Extérieurement, l'autopode régénéré avait quatre doigts. On peut constater sur la figure 44 que seuls trois d'entre eux avaient un squelette. Les deux greffons se sont un peu séparés. Celui qui est formé de sept os est le carpe gauche. Le carpe droit n'a plus que quatre os. Les greffons ont légèrement proliféré distalement. Ils ont régénéré un carpe à sept pièces et trois doigts incomplets. Il n'y a pas d'élément du zeugopode.

Triton n° 338. — Extérieurement, l'autopode régénéré était très court et avait cinq doigts. L'examen du squelette ne permet pas de distinguer les os du carpe droit de ceux du carpe gauche, tant ils se sont amalgamés. Il en reste neuf en tout. Ils ont formé douze

carpiens, très irrégulièrement disposés, et surmontés de cinq doigts très incomplets, sauf le premier. Il est clair que les deux greffons ont participé à cette restitution dans laquelle il n'y a pas trace de zeugopode.

B. *Régénération mixte (base et greffons).*

Triton nº 62. — Cet animal ne subit pas de résection dans le greffon. Une radiographie prise quatre mois après l'opération montre que seule la base avait fourni un régénérat. C'est alors, seulement, qu'une réamputation fut pratiquée à travers les greffons. L'étude du nouveau régénérat, qui fut prélevé au bout de huit mois, montre que la base a fourni deux os du zeugopode qui ont contourné les greffons, caudalement. Ces os sont suivis de cinq gros tarsiens. Parallèlement à ces derniers, une autre série de neuf tarsiens plus petits fait suite aux greffons. Il y a donc en tout quatorze nouveaux tarsiens. Le régénérat est complété par cinq doigts normaux.

Triton nº 135 (fig. 45 et 46). — L'étude du régénérat montre que les deux greffons avaient encore chacun sept os après résection. A la suite du greffon ventral (tarse droit) ont été formées deux pièces allongées appartenant au zeugopode. Le régénérat est complété par un double autopode dont les deux parties forment entre elles un angle de 30° environ. La partie antérieure comprend huit tarsiens et quatre doigts auxquels il manque des phalanges. La partie postérieure comprend dix tarsiens et quatre doigts incomplets. Les plans différents sur lesquels se trouvent le zeugopode et les autopodes régénérés, indiquent clairement qu'il s'agit d'une triple action: base, greffon dorsal, greffon ventral. Il est cependant difficile de préciser la part de chacun de ces inducteurs dans l'élaboration des différentes parties régénérées. En tout cas, il y a une hyperrégénération des parties distales, ce qui est contraire à l'idée qu'un reliquat de matériel formateur donnerait naissance à des éléments squelettiques proximaux.

Remarques et conclusions.

1. Sur 24 animaux opérés, il y a eu dix décès, cinq pertes de greffons dues à leur gros volume et neuf résultats positifs.

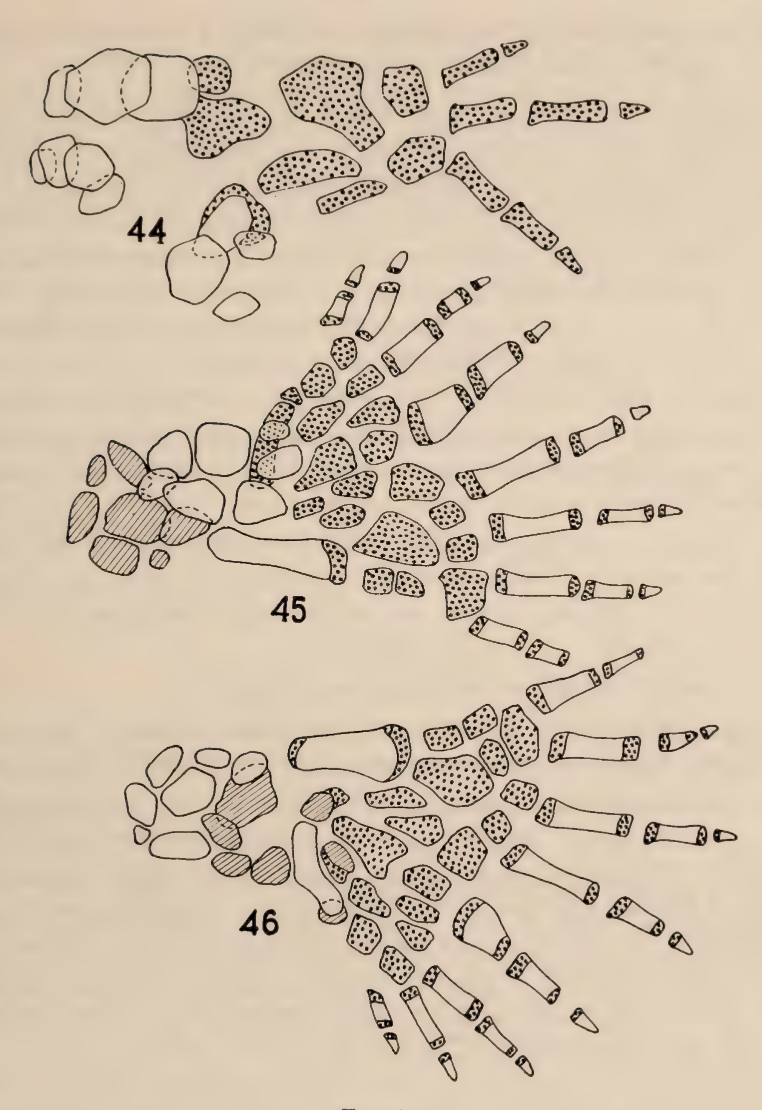


Fig. 44.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 331 (greffe de deux carpes en position renversée dans le bras droit).

Fig. 45.

Squelette de la patte régénérée par l'animal nº 135 (greffe de deux tarses en position renversée dans la cuisse droite). Vue dorsale.

Fig. 46.

Le même, vue ventrale.

2. Dans deux cas, la régénération est partie à la fois de la base et des greffons pour donner un régénérat mixte.

3. Dans les sept cas de régénération à partir des greffons seuls, il n'y a pas eu formation d'éléments du zeugopode ou du stylopode. Seules des pièces squelettiques appartenant à l'autopode ont été néoformées et les régénérats consistaient en pattes phocomèles.

4. Quand les deux greffons ont participé à la régénération, il y a un nombre de pièces supérieur à la normale. Le nombre des pièces du tarse ou du carpe est même supérieur à celui qui serait obtenu s'il y avait simplement un complétement des greffons. Chacun de ceux-ci a tendance à reformer un autopode complet.

5. Le déplacement des os des greffons, ainsi que l'enchevêtrement fréquent des pièces squelettiques régénérées, rendent leur identification difficile.

6. Il arrive que l'un des greffons inhibe l'autre ou, en tout cas, soit plus complet. C'est généralement le tarse ou carpe, dont l'axe antéro-postérieur est normal, qui inhibe le greffon, dont le même axe est renversé.

7. Il se forme parfois des doigts sans squelette.

8. La régénération est plus tardive que dans la série E (position normale), mais plus précoce que dans la série F (greffe sur le dos).

9. Les influences mécaniques se manifestent par de nombreux faits (déplacements, inhibitions, etc.). La régénération à partir de la base, constatée dans deux cas, montre que celle-ci est moins souvent inhibée que lorsque les greffons sont en position normale. Cependant, la régénération à partir de la base est moins fréquente que dans la série D, l'obstacle présenté par deux greffons étant plus grand. Le retard dans le déclenchement de la régénération est un peu plus grand que pour les mêmes greffes en position normale, ce qui s'explique par une plus grande difficulté d'innervation et de vascularisation. Les résultats obtenus confirment ceux de la série E. Il existe une influence qualitative propre au segment greffé.

En résumé, les potentialités des greffons sont les mêmes que lorsque ceux-ci sont en position normale et les résultats correspondent aussi à ceux obtenus par greffe d'un tarse ou d'un carpe renversé. Chaque greffon a tendance à reformer un nouvel auto-

pode auquel il manquerait cependant quelques indices du tarse ou du carpe. On obtient donc des formations doubles.

Toutes ces expériences de greffes doubles montrent, en définitive, que l'augmentation de la masse du blastème régénératif n'entraîne jamais la régénération de segments plus proximaux. Toutefois, le fait que les deux autopodes transplantés agissent côte à côte en produisant deux extrémités plus ou moins complètes, ne permet pas de résoudre le problème posé. La technique utilisée ne permet pas d'obtenir un plus volumineux bourgeon de régénération se comportant comme une unité.

Il faut donc en rester provisoirement à cette conclusion que l'autopode ne régénère jamais que de l'autopode, qu'il se comporte comme un territoire à potentialités qualitativement limitées, sans que l'on puisse savoir si la raison en est une détermination qualitative de ses tissus ou une masse limitée du blastème de régénération auquel il peut donner naissance.

CONCLUSIONS

I. Les transplantations d'autopodes, en position normale ou renversée, à l'intérieur du stylopode désossé et privé de la plus grande partie de sa musculature, ont permis d'observer trois sortes de résultats.

A. Si l'amputation intéresse un transplant bien orienté à l'intérieur d'un manchon cutané stylopodique, la régénération se fait à partir du segment transplanté seul. Elle exprime alors nettement ses potentialités néoformatrices. Or, dans tous ces cas, la partie reconstituée était exclusivement autopodique: jamais il n'a été régénéré aucune partie que l'on puisse considérer comme correspondant à un stylopode ou à un zeugopode. *Le territoire autopode a donc des potentialités définies et limitées.*

Toutefois, dans ces limites d'une régénération de nature autopodique, l'importance des parties reconstituées est sujette à des fluctuations. Il y a généralement un certain degré d'hyperrégénération, en ce sens que le nombre total des os du tarse et du carpe (os du greffon, plus les os régénérés) est supérieur à celui des os

dans ces mêmes parties normales. La régénération n'est donc pas un simple complètement. Par contre, ce n'est qu'exceptionnellement qu'un nouvel autopode entier se trouve reconstitué.

Une diminution importante du matériel formateur du transplant se traduit par une morphologie incomplète de l'autopode régénéré. Ceci montre, conformément aux conclusions de Guyénot et Schotté (1923), l'importance de la quantité de matériel formateur, mais dans les limites d'une régénération autopodique comme qualité.

B. Il y a compétition fréquente entre une régénération normale à partir de la base stylopodique et la régénération ayant son point de départ dans le greffon. A un premier degré, le stylopode reconstitue une ou deux pièces zeugopodiques qui viennent buter contre le transplant et c'est à cela que se borne la tentative de régénération de la base. Dans d'autres cas, si le transplant occupe une situation un peu latérale (changement d'orientation, diminution trop forte de sa masse lors de l'amputation), le régénérat parti de la base réussit à progresser le long du transplant, formant le plus souvent un zeugopode incomplet: l'autopode néoformé est alors une chimère dont une partie vient de la base, l'autre du greffon. Ce processus pourrait entraîner des erreurs d'interprétation sur les potentialités régénératrices propres du greffon d'autopode si un examen soigneux des relations anatomiques, de la disposition des parties dans l'espace, de leur orientation, ne permettait de faire la part des deux phénomènes concomitants de régénération.

C. Dans un certain nombre de cas, le transplant ne participe pas à la régénération, soit qu'il ait été perdu (amputation, infection), soit qu'il ait basculé et ne soit pas intéressé par la section. On a alors affaire à un simple processus de régénération témoin à partir du stylopode.

II. Les conclusions relatives aux potentialités régénératrices propres du transplant autopodique sont confirmées par les transplantations effectuées au niveau du dos ou dans la queue, c'est-à-dire dans des régions où toutes les parties de pattes néoformées ne peuvent provenir que du transplant.

III. Si la régénération part de la face proximale d'un autopode implanté en sens inverse, au lieu de sa face distale comme normale-

ment, le régénérat obtenu reste strictement autopodique. En tous points, et dans les deux directions de son axe proximo-distal, le transplant manifeste les mêmes potentialités définies et limitées.

IV. Des transplantations de deux autopodes placés côte à côte, soit dans le stylopode en position normale ou inversée, soit dans le dos, n'ont pas permis de décider si la limitation des potentialités régénératives de l'autopode était de nature qualitative ou quantitative. Les deux transplants, loin de donner naissance à un seul blastème, de masse double, et se comportant comme une unité, extériorisent simultanément leurs capacités propres en donnant deux extrémités plus ou moins complètes. Du moins, dans cette expression de leurs potentialités, n'engendrent-ils jamais à nouveau que des parties autopodiques, à l'exclusion de toute région plus proximale.

AUTEURS CITÉS

1934. Belkin, R. *Régénération de segments de pattes implantés dans le membre.* C.R. Soc. Biol., t. 115, p. 1467.

1934. —— *Régénération de segments de membres transplantés sur le dos de l'Axolotl.* C.R. Soc. Biol., t. 114, p. 987.

1934. —— *Renversement de la polarité dans les segments de membres transplantés.* C.R. Soc. Biol., t. 115, p. 1468.

1934. —— *Transfixions de membres dans la queue (Axolotl).* C.R. Soc. Biol., t. 115, p. 110.

1923. Bischler, V. *Rôle du squelette dans la régénération des membres du Triton.* C.R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, vol. 40, p. 158.

1925. —— *Régénération des pattes de Triton après ablation du squelette du zeugopode ou de l'autopode.* C.R. Soc. Biol., t. 92, p. 776.

1926. —— *L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez le Triton cristatus.* Rev. Suisse de Zoologie, vol. 33, nº 16.

1925. Bischler, V. et Guyénot, E. *Régénération des pattes de Triton après extirpation du squelette des ceintures ou du stylopode.* C.R. Soc. Biol., t. 92, p. 678.

1925. Bischler, V. et Guyénot, E. *Les potentialités régénératives dans les pattes privées de squelette.* C.R. Soc. Biol., t. 92, p. 774.

1926. —— —— *Les potentialités régénératives différentielles des divers segments du membre sont une expression de la masse du blastème squelettogène.* C.R. Soc. Biol., t. 84, p. 968.

1930. Bovet, D. *Les territoires de régénération.* Rev. Suisse de Zool., vol. 37, p. 83-145.

1911. Fritsch, D. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskeletts der Amphibien.* Zool. Jahrb. allg. Zool. u. Physiol., t. 30, p. 376.

1932. Gebauer, J. *Die Feldwirkung in der Regeneration der langen Knochen (Triton crist.).* Zool. Jahrb. allg. Zool. u. Physiol., t. 53, p. 173.

1927. Guyénot, E. *Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: détermination et potentialités des régénérats.* Rev. Suisse de Zool., t. 34, nº 5.

1928. —— *Territoires de régénération chez le Lézard (L. muralis).* C.R. Soc. Biol., t. 99, p. 27.

1923. Guyénot, E. et Schotté, O. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat.* C.R. Soc. Biol., t. 89, p. 491.

1926. —— —— *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux.* C.R. Soc. Biol., t. 94, p. 1050.

1925. Guyénot, E. et Vallette, M. *Régénération du nez et de la mâchoire supérieure chez les Urodèles.* C.R. Soc. Biol., t. 93, p. 1276.

1930. Guyénot, E. et Ponse, K. *Territoires de régénération et transplantations.* B. Biol. Fr. et Belge, t. 64, p. 251-287.

1908. Kurz, O. *Die Regeneration ganzer Extremitäten aus transplantierten Extremitätenteilen vollentwickelter Tiere.* Centralb. f. Physiol., t. 22, p. 369.

1912. —— *Die Beinbildenden Potenzen entwickelter Tritonen.* Arch. Entw. Mech., t. 34, p. 585.

1936. Liosner, Woronzowa et Kusmina. *Capacité de régénération des extrémités désossées.* Roux' Arch., t. 134, p. 738.

1925. Locatelli, P. *Formation de membres surnuméraires.* C.R. Ass. Anatom. Turin (20me réunion), p. 1-4.

1929. —— *Der Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration.* Roux' Arch. t. 114, p. 686.

1926. Schotté, O. *Système nerveux et régénération chez le Triton.* Rev. suisse de Zool., vol. 33, nº 1.

1926. VALLETTE, M. *Mécanisme de la régénération du museau chez les Urodèles.* C.R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève, t. 43, p. 28.

1929. —— *Régénération du museau et territoire de régénération chez les Urodèles.* Bull. Biol. Fr. Belg., t. 63, p. 95-148.

1923. WEISS, P. *Die Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien.* Arch. mikr. Anat., t. 99, p. 168.

1925. —— *Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei Triton crist.).* Arch. Entw. Mech., t. 104, p. 359.

Tome 47, n° 3. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Zum Begriff der biologischen Rangordnung

von

H. HEDIGER

(Bern).

Die Tierpsychologie darf sich nicht damit begnügen, die einzelnen höheren Tierformen isoliert zu behandeln (spezielle Tierpsychologie), sondern sie muss darüber hinaus (im Rahmen der allgemeinen Tierpsychologie) grundsätzlich noch eine doppelte Aufgabe bewältigen, nämlich die Untersuchung von:

1) Verhalten zwischen Tier und Mensch;

2) Verhalten zwischen Tier und Tier:

a) artfremde Tiere; interspezifisches Verhalten, z. B. Assoziation, Symbiose, Raubtier-Beuteverhältnis, biologische Rangordnung;

b) artgleiche Tiere; intraspezifisches = interindividuelles Verhalten, z. B. soziale Rangordnung.

Es darf wohl gesagt werden, dass über 90% der bisher von der Tierpsychologie geleisteten Arbeit sich auf den ersten Problemkomplex bezieht, wenn sich auch die Tierpsychologie dieser Tatsache nicht bewusst gewesen ist. Sie hat sich zu Unrecht der Illusion hingegeben, dass im Laboratorium, im sog. exakten Experiment, rein tierliches Verhalten untersucht würde, während sie in Wirklichkeit anthropogenes Tierverhalten vor sich hatte.

Jedes derartige Experiment ist eine Auseinandersetzung zwischen Tier und Mensch.

Über das Verhalten zwischen Tier und Tier liegt noch verhältnismässig sehr wenig Material vor. Einen Hauptgegenstand dieses zweiten Problemkomplexes bildete bisher die Tiersoziologie. Dabei fällt auf, dass die Tiersoziologie, insbesondere die Soziologie der Grosstiere, hinter der Pflanzensoziologie (wenn diese beiden Disziplinen hier direkt miteinander verglichen werden dürfen) beträchtlich zurücksteht, trotzdem die soziologischen Eigentümlichkeiten der Tiere, gerade der Grosstiere, vielmehr in die Augen springen sollten und mit denen des Menschen eine viel grössere Ähnlichkeit zeigen, als die der Pflanzen.

Die geringe Bearbeitung des Verhaltens zwischen Tier und Tier hat wohl in erster Linie darin ihren Grund, dass die Beziehungen zwischen Tier und Tier sofort gestört werden, sobald der menschliche Beobachter überhaupt auftritt, weil er dadurch automatisch beim Tier die Fluchtreaktion auslöst (1934). Diese Fluchtreaktion übertrifft jedes andere Verhalten an biologischer Wichtigkeit bei weitem (1937) und unterdrückt daher jede soziale Verhaltensäusserung, sofern sie nicht in einem direkten Zusammenhang mit der Flucht steht. Die Fluchtreaktion ist die stereotype Antwort des Wildtieres auf jede menschliche (feindliche) Annäherung. Den Pflanzen aber fehlt eine Fluchtreaktion. Sie lassen sich infolgedessen in ihrem Verhalten durch das Hinzutreten des menschlichen Beobachters nicht stören.

Es ist auch kein Zufall, dass die ersten grundlegenden, geradezu klassisch gewordenen Untersuchungen soziologischer und sozialpsychologischer Art am Tier von Schjelderup-Ebbe am Huhn vorgenommen wurden, also an einem Haustier, das vor dem Menschen gleichfalls keine oder doch keine wesentliche Fluchttendenz zeigt (1938 *b*) und sich daher durch dessen Beobachtungstätigkeit nicht stören lässt. Schjelderups Entdeckung sozialer Gesetzmässigkeiten, eines strengen Zeremoniells und einer straffen Rangordnung (Hierarchie) innerhalb von artgleichen Tiergesellschaften ist zweifellos einer der bedeutendsten Fortschritte der Tierpsychologie in den letzten Jahrzehnten gewesen. An zahlreichen Tierarten sind seine grundlegenden Befunde in glänzender Weise bestätigt und ergänzt worden. Viele tierliche Verhaltensweisen wurden durch die Aufdeckung solcher sozialer Gesetzmässigkeiten überhaupt erst

dem Verstehen zugänglich. Scheinbar sinnloses Tierverhalten bekam Sinn, scheinbar zufälliges erwies sich als gesetzmässig und daher als voraussagbar. Die Voraussage tierlichen Verhaltens in bestimmten Situationen und die nachfolgende Kontrolle dieser Voraussage ist für den Tierpsychologen von fundamentaler Bedeutung; sie ist für ihn dasselbe wie die Rechnungsprobe für den Mathematiker. — Auch die Kenntnis der biologischen Rangordnung erlaubt gewisse Voraussagen. Schon deswegen mag es berechtigt erscheinen, diese bisher kaum beachtete interspezifische Verhaltens-Gesetzmässigkeit kurz zu skizzieren.

Um Unklarheiten zu vermeiden, sei hier festgehalten, dass die soziale Rangordnung eine Rangordnung von Individuen innerhalb der Art darstellt; die biologische Rangordnung ist eine Rangordnung von Arten bezw. Rassen. Bei der sozialen Rangordnung handelt es sich also um eine intraspezifische Hierarchie, bei der biologischen Rangordnung aber um eine interspezifische, und zwar tritt diese Beziehung, die hier willkürlich als biologische Rangordnung definiert wird, bei solchen — und nur bei solchen — Arten (Rassen) in Erscheinung, die sich

1) durch eine ähnliche körperliche Organisation auszeichnen und die

2) Areale und Biotope bewohnen, die sich überschneiden.

Die biologische Rangordnung hat also nichts zu tun z. B. mit dem Raubtier-Beuteverhältnis (welches meist Tiere mit ganz verschiedener körperlicher Organisation betrifft), sondern bezieht sich auf das Verhältnis biologischer Konkurrenten.

Zur Präzisierung der Tier-Mensch-Beziehungen, zu deren Kenntnis der vorliegende Aufsatz ein weiterer Beitrag sein soll, muss hier folgende Komplikation abgeklärt werden: Bedeutet der Mensch für das Tier einen Artgenossen oder einen Vertreter einer artfremden Kategorie von Lebewesen ? Je nachdem fällt der tiermenschliche Verkehr unter die Gesetze der sozialen oder der biologischen Rangordnung. Diese Frage, ob der Mensch für das Tier artfremd oder artgleich ist, führt direkt zum Problem der tierlichen Systematik (Systematik vom Tier aus), auf das hier allerdings, so reizvoll es wäre, nicht eingegangen werden kann. Nur so viel sei bemerkt: Primär hat der Mensch für das (Gross-) Tier

immer die Bedeutung eines artfremden Geschöpfes (Feindes). Sekundär aber kann das Tier den Menschen „zoomorphisieren", d. h. als Artgenossen auffassen und ihn bis in alle Einzelheiten konsequent als solchen behandeln — sofern zwischen Tier und Mensch

1) eine gewisse Intimität (Zahmheit, Dressiertheit, Domestiziertheit) und
2) eine grobe Übereinstimmung in der Körpergrösse besteht.

Diese Vertierlichung (Zoomorphisierung) des Menschen durch das Tier stellt gewissermassen das Analogon zur Vermenschlichung (Anthropomorphisierung) des Tieres durch den Menschen dar (1940). Dabei sind Zoomorphismus und Anthropomorphismus keineswegs gegensätzliche Tendenzen, sondern beides sind gleichsinnige Auswirkungen der Tier und Mensch eigenen Angleichungstendenz.

Diese Ausführungen waren notwendig, um zu zeigen, dass der Mensch je nach den Umständen sowohl in der sozialen (intraspezifischen) als auch in der biologischen (interspezifischen) Rangordnung des Tieres auftreten kann. Eine exakte Analyse der Tier-Mensch-Beziehung muss dieser Tatsache Rechnung tragen.

Das Wesen der biologischen Rangordnung lässt sich wohl am besten anhand einiger Beispiele erläutern. Steinwild, Gemswild und Rehwild erfüllen die vorher für das Auftreten einer biologischen Rangordnung aufgestellte Bedingung: ihre Areale und Biotope überschneiden sich und alle drei Arten zeigen eine ähnliche körperliche Organisation; es sind biologische Konkurrenten in dem vorher umschriebenen Sinn. Das Steinwild nimmt unter ihnen die oberste Stufe ein, das Gemswild die mittlere und das Rehwild die unterste. Äusserlich kommt diese biologische Hierarchie u. a. darin zum Ausdruck, dass die Gemse sich zurückziehen muss, wenn Steinwild Anspruch auf das von der Gemse besetzte Geländestück erhebt. In gleicher Weise muss sich das Reh, wenn es darauf ankommt, vor der ihr biologisch überlegenen Gemse zurückziehen. (Das will nicht heissen, dass Steinwild und Gemswild niemals nahe beieinander auftreten, sondern nur, dass bei entscheidenden Auseinandersetzungen das Steinwild sich als überlegen erweisen wird.) Solche biologische Rangordnungen kommen nicht nur bei Huftieren, sondern auch bei Raubtieren, Primaten, Vögeln — wahrscheinlich

in allen höhern Tiergruppen — vor. Am einfachsten könnte man dieses Verhältnis nach Art eines Zahlenbruches darstellen, z. B.

$$\frac{\text{Steinwild}}{\text{Gemswild}} \qquad \frac{\text{Gemswild}}{\text{Rehwild}} \qquad \text{zusammen: } \frac{\text{Steinwild}}{\dfrac{\text{Gemswild}}{\text{Rehwild}}}$$

Weitere Beispiele:

$$\frac{\text{Grizzlybär}}{\text{Baribal}} \qquad \frac{\textit{Fregata}\ \text{sp.}}{\textit{Sula}\ \text{sp.}} \qquad \frac{\text{Steinadler}}{\dfrac{\text{Kolkrabe}}{\text{Alpendohle}}} \qquad \text{usw.}$$

Ein bezeichnendes Beispiel biologischer Rangordnung hat kürzlich Murphy geschildert; es handelt sich dabei um das Verhältnis zwischen bestimmten Vertretern der Gattungen *Fregata* und *Sula*. Beides sind marine Fischfresser von ähnlicher körperlicher Organisation mit sich überschneidendem Areal und Biotop. Vielfach kommt es vor, dass ein mit gefülltem Kropf vom Fischfang heimkehrender *Sula* von einem *Fregata* verfolgt und zum Erbrechen der Beute gezwungen wird. Die unterlegene Art ist der überlegenen gewissermassen tributpflichtig. Gerade im Funktionskreis des Nahrungserwerbs tritt das Phänomen der biologischen Konkurrenz oft besonders drastisch in Erscheinung. Krieg (1940) schildert ein ähnliches Verhältnis zwischen einem patagonischen Kormoran *(Phalacrocorax olivaceus)* und einem Taucher *(Colymbus)*. Bei der Beobachtung eines als Köder ausgelegten Aases konnte Krieg sehr schön die deutliche biologische Rangordnung (Hierarchie bei der Beuteteilung) unter vier verschiedenen Raubvogelarten feststellen: *Milvago* wurde am Aas vertrieben durch *Polyborus*, *Polyborus* durch *Geranoaëtus*, und *Geranoaëtus* endlich durch den mächtigen Kondor *(Vultur gryphus)*. Den Hinweis auf die ähnliche Rangordnung von Alpendohle, Kolkrabe und Steinadler verdanke ich Herrn Dr. med. A. Lüthi (Thun).

Wie mir Herr A. Schifferli (Sempach) mitteilte, besteht ein ähnliches Verhältnis zwischen Sturmmöve *(Larus canus)* und der Lachmöve *(Larus ridibundus)*, doch kommt es interessanterweise gelegentlich vor, dass sich mehrere Individuen der biologisch unterlegenen Lachmöve gemeinschaftlich gegenüber einer einzelnen Sturmmöve durchzusetzen vermögen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass zwischen solitärer und sozialer Lebensweise einerseits und der

biologischen Rangordnung andererseits in gewissen Fällen sich bestimmte Beziehungen finden lassen werden.

Es gibt nun aber auch Tierarten, die überhaupt keine oder keine überlegenen biologischen Konkurrenten besitzen, denen also ein Verhältnis biologischer Unterlegenheit von Natur aus gänzlich fremd ist; zu diesen gehört z. B. der amerikanische Bison bzw. das Alpensteinwild. Es wäre denkbar, dass sich diese Besonderheit (biologische α-Stellung der Art) in Analogie zu den Verhältnissen in der sozialen Rangordnung ebenfalls in der Tier-Mensch-Beziehung äussert, und zwar in der Weise, dass sich der Mensch die Vertreter einer biologisch höchstgestellten (konkurrenzlosen) Art weniger gut unterordnen kann als Vertreter einer in der biologischen Rangordnung tiefstehenden Art, denen eine gewisse Unterwürfigkeit von Natur aus zukommt. Für das tierpsychologische Domestikationsproblem könnte dieser Umstand von Bedeutung sein. Bei der Analyse sozialer Rangordnungen hat es sich nämlich gezeigt, dass die relative Stellung des Tierindividuums in der sozialen Hierarchie für die Qualität der Tier-Mensch-Beziehung wichtig ist. Sehr drastisch zeigt sich das z. B. in Dressurgruppen von Grosstieren im Zirkus. Es ist eine banale Erfahrung jedes guten Dompteurs, dass die sozial tieferstehenden Individuen viel leichter dazu zu bringen sind, sich dem Menschen unterzuordnen und menschliche Befehle auszuführen, als die sozial hoch- und höchstgestellten Individuen, die manchmal kaum zu einer nennenswerten Arbeit herangezogen werden können (1938 *a*). Vielleicht bestehen bei der relativen Stellung in der biologischen Rangordnung analoge Differenzen in der Qualität der Tier-Mensch-Beziehung.

An anderer Stelle (1938 *b*) habe ich die in der Haustierzoologie vertretene Annahme erwähnt, nach der die wilden Stammformen von Hund, Rind, Pferd, usw. tatsächlich nicht unter den α-Rassen zu suchen sind, sondern unter kleinrassigen Verwandten, welche den grossen biologisch unterlegen waren. Andererseits fällt es auf, dass z. B. der amerikanische Bison, eine überhaupt konkurrenzlose Art, trotz vielfacher Bemühungen von Seiten der tierpflegerisch begabten Indianer als auch der eingewanderten Weissen nicht domestiziert werden konnte. Das Alpensteinwild, eine α-Art, ist gleichfalls nie domestiziert worden und hat trotz der leichten Zähmbarkeit und unbegrenzten Kreuzungsmöglichkeit mit dem Stammbaum unserer Hausziege nichts zu tun. Beim praktischen

Umgang mit diesen beiden Wild-Formen, Bison und Steinwild, ist es bezeichnend, dass Vertreter beider Arten wohl gänzlich gezähmt, aber nie eigentlich untergeordnet werden können — eine Bedingung, die vom Haustier notwendig gefordert werden muss und von ihm auch erfüllt wird: Ein kleiner Hirtenjunge ist der grossen Viehherde überlegen, der Hund muss sich immer und überall dem Menschen fügen usw. Bei der Pflege eines Bisonrudels dagegen ist der Mensch gezwungen, der Linie des geringsten Widerstandes zu folgen. Alle Versuche, sich Bisone mit Gewalt unterzuordnen, haben schliesslich zu Misserfolgen oder zu schweren Unglücksfällen geführt (GARRETSON). Für das Steinwild gilt ähnliches. Es wird wohl gänzlich zahm, aber eine Unterordnung, wie wir sie vom Haustier kennen, gibt es bei ihm nicht.

Es deutet also verschiedenes darauf hin, dass die relative Stellung einer Art oder Rasse in der biologischen Rangordnung für ihre Domestizierbarkeit unter Umständen nicht ganz ohne Belang ist. Selbstverständlich kann diese biologische Stellung (Unterlegenheit) niemals das einzige Kriterium der Domestizierbarkeit sein; ANTONIUS (1939) hat mich in diesem Punkte etwas missverstanden. Aber ganz abgesehen von dieser sozusagen haustierpsychologischen Nutzanwendung der biologischen Rangordnung bleibt jedenfalls das Phänomen der biologischen Rangordnung an sich eine Tatsache, was auch ANTONIUS (S. 297) zugibt. Neben der psychologischen könnte der biologischen Rangordnung in gewissen Fällen auch eine ökologische und zoogeographische Bedeutung zukommen. Beispielsweise gilt die gegenwärtige Verbreitung der Hausratte *(Epimys rattus)* und der Wanderratte *(Epimys norvegicus)* in Europa noch heute vielfach als die Folge einer aktiven Auseinandersetzung zwischen beiden Arten, in dem Sinne, dass die Hausratte durch die ihr biologisch überlegene Wanderratte zurückgedrängt worden ist. Neuere Untersuchungen haben indessen ergeben, dass gerade dieses gewissermassen klassische Beispiel für tiergeographische Folgen der Stellung in der biologischen Rangordnung nicht stimmt (BIEGER und WAHLSTRÖM, KOLLER, MOHR). Das Seltenwerden der Hausratte hat, wie wir heute wissen, ganz andere Ursachen. Beide Arten erfüllen zwar die Bedingung der ähnlichen körperlichen Organisation, auch überschneiden sich ihre Areale, nicht aber ihre Biotope. Diese überdecken sich buchstäblich in einzigartiger Weise: in einem von beiden Arten bewohnten Gebäude

hält sich die Hausratte regelmässig an die obern Gebäudeteile, die Wanderratte dagegen strikte an die untern, wie es z. B. auch im Ökonomiegebäude des Berner Tierparks beobachtet werden konnte. Beide Rattenarten können auf demselben Areal sozusagen reibungslos nebeneinander oder besser übereinander wohnen.

Wenn auch dieses Beispiel zoogeographischer Konsequenzen der Stellung in der biologischen Rangordnung nicht zutrifft, so kann man sich doch — rein theoretisch-biologisch — vorstellen, dass in andern Fällen die biologische Rangordnung für die geographische Verbreitung und vielleicht für mancherlei ökologische Besonderheiten von Bedeutung sein könnte. Die relative Stellung in der biologischen Rangordnung dürfte für die ganze Lebensgestaltung einer Art innerhalb ihrer Biocönose von ebenso grosser Bedeutung sein wie die Stellung in der sozialen Rangordnung für die Lebensgestaltung des Individuums innerhalb der Sozietät. Dieser Gegenstand ist noch so wenig untersucht, dass es hier möglicherweise zur Auffindung neuer Gesetzmässigkeiten kommen könnte. Jedenfalls erscheint mir das Phänomen der biologischen Rangordnung (der biologischen Konkurrenz) gleich wichtig wie etwa das der Symbiose, der Assoziation oder des Raubtier-Beute-Verhältnisses. Mit jeder dieser Elementarformen interspezifischer Beziehungen müssen Besonderheiten der tierlichen Psyche in mittelbarem bzw. unmittelbarem Zusammenhange stehen.

ZITIERTE LITERATUR.

1939. ANTONIUS, O. *Zum Domestikationsproblem.* Zs. f. Tierpsych., Bd. 2, H. 3.

1938. BIEGER, W. und A. WAHLSTRÖM. *Die wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas.* Heidelberg.

1938. GARRETSON, M. S. *The American Bison.* New York.

1934. HEDIGER, H. *Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren.* Biol. Zentralbl., Bd. 54, H. 1/2.

1937. —— *Die Bedeutung der Flucht im Leben des Tieres und in der Beurteilung tierischen Verhaltens im Experiment.* Die Naturwiss., Jhg. 25, H. 12.

1938*a*. —— *Ergebnisse tierpsychologischer Forschung im Zirkus.* Ebenda, Jhg. 26, H. 16.

1938*b*. *Tierpsychologie und Haustierforschung.* Zs. f. Tierpsych., Bd. 2, H. 1.

1940. —— *Über die Angleichungstendenz bei Tier und Mensch.* Die Naturwiss. (im Druck).

1932. Koller, R. *Das Rattenbuch.* Hannover.

1940. Krieg, H. *Als Zoologe in Steppen und Wäldern Patagoniens.* München.

1938. Mohr, E. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands.* Jena.

1939. Murphy, R. C. *Man-o'-war.* Nat. Hist. N.Y., October.

1922. Schjelderup-Ebbe, Th. *Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns.* Zs. f. Psychol., 1. Abt., Bd. 88.

Tome 47, nº 4. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Neue Beobachtungen über die Ernährungsorgane der protobranchiaten Muscheln

von

Eva STOLL

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich).

Mit 3 Textabbildungen.

Über die Anatomie der protobranchiaten Muscheln wurden schon viele Arbeiten veröffentlicht, sodass diese interessante, mit teilweise recht primitiven Charakteren ausgestattete Muschelgruppe schon sehr gut bekannt ist. Dies wird auch von Pelseneer bestätigt, der 1911 aussagt, dass diese Gruppe eine der bestbekannten sei, und dass nichts Wesentliches mehr zu den schon bekannten Tatsachen hinzuzufügen sei. Nun hat sich aber bei der Untersuchung einer seltenen, in anatomischer Hinsicht bisher noch unbekannten Protobranchierform, *Malletia gigantea* (Smith), gezeigt, dass auch heute noch lange nicht alle Probleme der Anatomie und speziell der Physiologie der Protobranchier eindeutig gelöst sind. *Malletia gigantea* eignet sich infolge ihrer für Protobranchierverhältnisse enormen Grösse (ihre durchschnittliche Länge beträgt 54 mm, ihre durchschnittliche Höhe 30 mm) sehr gut zu einer makroskopischen Präparation. Leider ist über die Lebensweise des Tieres gar nichts bekannt, da es bisher nur in der Nähe der Kerguelen-Inseln gefunden und erst zweimal in wenigen, konservierten Exemplaren nach Europa gebracht wurde. Davon wurden mir durch die gütige Vermittlung von Herrn Prof. Dr. K. Hescheler die von der Deutschen

„Valdivia"-Tiefsee-Expedition (Leitung Prof. Dr. C. Chun) gesammelten Exemplare für eine eingehende anatomische Untersuchung zur Verfügung gestellt. Hierzu konnten als Vergleichsmaterial verschiedene andere Protobranchier (Vertreter der Gattungen *Leda*, *Nucula*, *Portlandia*, *Solenomya* und *Yoldia*) herbeigezogen werden, welche ich zum Teil Herrn Prof. Dr. J. Strohl verdanke, zum Teil selbst an der biologischen Station in Roscoff sammelte. Meinen beiden hochverehrten Lehrern danke ich herzlich für ihre Bemühungen.

Schon an diesem fixierten Material liessen sich mehrere interessante Feststellungen machen, welche ihrerseits wieder eine Menge von neuen, ev. durch das Experiment zu lösenden Problemen aufwarfen. Die Resultate meiner vergleichend-anatomischen Untersuchungen werden demnächst in den *Acta Zoologica*, Bd. 20, erscheinen. Ausserdem sind gerade in neuerer Zeit Ansichten über die Nahrungsaufnahme und die Verdauungsorgane der Protobranchier, speziell der Gattung *Nucula*, laut geworden (Hirasaka 1927, Caspers 1940), welche mich veranlassen, auch an dieser Stelle einige meiner Beobachtungen über die Ernährungsorgane der Protobranchier bekannt zu geben.

Die Nahrungsaufnahme der Protobranchier geschieht auf eine eigenartige, nur für diese Muscheln charakteristische Weise, und es sind besondere, recht kompliziert gebaute Organe dafür ausgebildet. Drew konnte an lebenden Exemplaren von *Yoldia limatula* den Vorgang der Nahrungsaufnahme als erster beobachten und Hirasaka hat in seiner Arbeit: „Notes on *Nucula*", die Nahrungsaufnahme und ihre Organe eingehend beschrieben. In neuester Zeit erschien eine Arbeit von Caspers, in welcher die Befunde von Hirasaka teilweise widerlegt werden. Eben die Verschiedenheit der Ansichten über ein und dasselbe Problem hat es mir nahegelegt, hier noch einmal darauf einzugehen.

Nach Hirasaka besteht der Apparat, der die Aufnahme des Nahrungsschlammes besorgt, jederseits aus drei Abschnitten: aus den beiden Mundlappenlamellen, dem Mundlappenrüssel (Proboscis) und der Mundlappentasche. Die Lamellen sind, wie übrigens auch bei den anderen Protobranchiern, sehr gross; sie reichen von der Mundöffnung bis gegen das hintere Ende des Fusses. Auf ihren einander zugewendeten Flächen sind sie mit dorso-ventral verlaufenden Leisten versehen, welche eine reiche Bewimperung auf-

weisen. Zwischen den beiden Lamellen verläuft eine Rinne, die von der Tasche her bis in die Mundöffnung hinein zieht und in welcher der Nahrungsstrom fliesst. Der wichtigste Abschnitt der nahrungsaufnehmenden Organe ist nach Hirasaka der stark muskulöse, taktile und sehr bewegliche Rüssel, der hinten aus der Schale ausgestreckt werden kann und der ebenfalls mit einer tiefen Wimperrinne ausgestattet ist. In diese Rinne werden die Schlammteilchen mit der Nahrung gewimpert und in ihr werden sie nach vorn zu transportiert bis in die Tasche und weiter in die Rinne zwischen den Mundlappenlamellen. Durch die Wimpern an den Leisten der Lamellen werden Nahrungsteilchen, die nicht in die Rinne gelangt sind, oder die zu gross sind, teilweise nach vorn transportiert oder in die Mantelhöhle geschafft. Diese Beobachtungen von Hirasaka ergänzen und erklären die Vorgänge, welche Drew 1899 und 1901 für *Yoldia limatula* angibt. Während Hirasaka seine Tiere jedoch in abnormale Verhältnisse bringen, das heisst aus dem Schlamm ausgraben musste, um die Nahrungsaufnahme zu beobachten (da *Nucula* vollständig im Sande eingegraben lebt), konnte Drew *Yoldia limatula* unter normalen Bedingungen beobachten, da sich diese Spezies nicht ganz eingräbt, sondern bei der Nahrungsaufnahme mit ihrem hinteren Körperdrittel noch über die Sandoberfläche hinausragt. Drew konnte sehen, wie die Mundlappenanhänge aus der Schale ausgestreckt werden, und wie mindestens der eine mit seiner Spitze sich etwas in den Sand einwühlt. Dann wurden Ströme von Nahrungsteilchen längs der Rinne des Anhanges beobachtet, die dann in die Schale eintraten und zwischen den beiden Mundlappenlamellen nach vorn zu der Mundöffnung befördert wurden.

Diesen Befunden von Hirasaka und Drew stehen die Beobachtungen von Caspers gegenüber, welcher in Helgoland mit *Nucula* arbeitete und der die Tiere mittels eines mit Plastilin an der Schale befestigten Fadens frei im Aquarium aufhängte. Eine Durchlüftungseinrichtung hielt im Wasser Karmin- oder Kohleteilchen schwebend. Bei dieser Versuchsanordnung konnte niemals ein Ausstrecken der Mundlappenrüssel festgestellt werden, und dennoch fanden sich bei der nachherigen Untersuchung Magen und Darm voll von Karmin oder Kohle. In einem weiteren Versuch wurde Bariumsulfat im Wasser schwebend gehalten, und nach einiger Zeit wurden Röntgenaufnahmen von den Tieren gemacht. Auch

hier zeigte es sich wieder, dass das Bariumsulfat aufgenommen worden war, ohne dass die Rüssel ausgestreckt wurden. Daraus zog CASPERS den Schluss, dass bei *Nucula* die Nahrungsaufnahme zusammen mit dem Atemwasser durch die Öffnung zwischen den Mantelrändern geschehe, und dass die Mundlappen mit ihren Abschnitten nur innerhalb der Schale bei dem Nahrungstransport eine Rolle spielten.

Aus diesen Ausführungen geht deutlich hervor, dass das Problem der Nahrungsaufnahme bei den Protobranchiern noch lange nicht eindeutig gelöst ist, und dass sich je nach der Versuchsanordnung verschiedene Resultate ergeben. Es ist allerdings festzustellen, dass wenn HIRASAKA seine Versuchstiere durch Ausgraben aus dem Schlamm in abnormale Verhältnisse brachte, dies bei CASPERS, der seine *Nuculae* aufhängte, noch viel mehr der Fall war. Es ist ohne weiteres einzusehen, dass bei den aufgehängten Tieren die Nahrungsaufnahme anders verlaufen muss als es im Sande drin normalerweise der Fall ist: ein Ausstrecken der Mundlappenanhänge unterbleibt, während die fein verteilten Teilchen durch den Wimperschlag zusammen mit dem Atemwasser in die Mantelhöhle gelangen. Dies will aber nicht sagen, dass auch unter normalen Bedingungen, bei eingegrabenen Tieren, die Nahrungsaufnahme ausschliesslich durch das Atemwasser geschieht. Es ist sogar denkbar, dass beide Arten normalerweise miteinander vorkommen, da ja die von HIRASAKA an den Mundlappenlamellen festgestellten Wimperströme auch Nahrungsteilchen, die von der Mantelhöhle und von den Kiemen her kommen, in die Rinne zwischen den beiden Lamellen und somit zu der Mundöffnung befördern können. Dass, wie CASPERS angibt, die Mundlappenanhänge bei ungenügendem

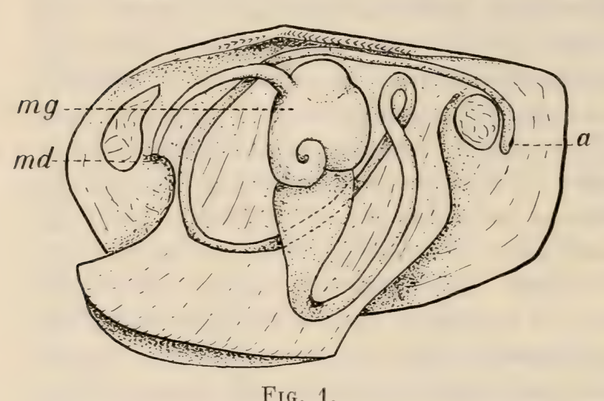


FIG. 1.
Darmverlauf bei *Malletia gigantea*.
(md = Mund, mg = Magen, a = After.)

Sauerstoffgehalt des Wassers die Kiemen in der Atemfunktion unterstützen, ist wohl möglich, aber es ist ganz ausgeschlossen, dass sie ausschliesslich diese Funktion ausüben und nichts mit der Nahrungsaufnahme zu tun haben.

Die eigentlichen Verdauungsorgane sind bei allen Protobranchiern im grossen ganzen gleichartig gestaltet (vgl. Fig. 1). Die Mundöffnung (Fig. 1, md) liegt zwischen dem Vorderrand des Fusses und dem vorderen Schliessmuskel. Von hier aus steigt der Ösophagus in einem grossen Bogen dorsalwärts und nach hinten an, um dann in den dorsalen Abschnitt des Magens einzumünden. Der verhältnismässig sehr grosse Magen (Fig. 1, mg), der einen im Vergleich mit anderen Muscheln recht komplizierten Bau zeigt, steht bei den Protobranchiern charakteristischerweise senkrecht im Körper und reicht bis tief in den Fuss hinein. Er ist durch eine Ringfurche in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt gegliedert. Der Bau des Magens und seiner Anhangsdrüsen wird weiter unten noch eingehend behandelt werden. Der ventrale Magenabschnitt geht kontinuierlich in den Mitteldarm über, welcher zunächst parallel zum Hinterrand des Fusses dorsalwärts zieht, eine kleine Schleife bildet und darauf ventralwärts und nach vorn an der rechten Seite des Magens vorbei bis zum Vorderrand des Fusses verläuft. Dort bildet der Darm einen grossen Bogen dorsalwärts und zieht über das dorsale Ende des Magens hinweg nach hinten, dem Hinterrand des hinteren Schliessmuskels entlang und endigt in dem nicht ganz terminal stehenden After (Fig. 1, a). Der ganze Darmtraktus ist demnach bei den Protobranchiern, mit Ausnahme der Gattung *Nucula*, bei welcher auf der rechten Seite mehrere Darmschlingen gebildet werden, recht kurz.

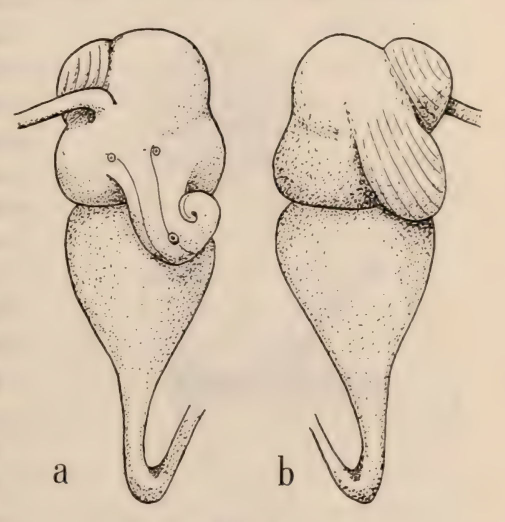


Fig. 2.
Magen von *Malletia gigantea.*
a) von vorn gesehen.
b) von hinten gesehen.

Besondere Aufmerksamkeit verdient der Bau des Magens, welcher bei *Malletia gigantea* speziell gut beobachtet und makroskopisch herauspräpariert werden konnte (Fig. 2). Der Ringfurche, die äusserlich die Zweiteilung des Magens in eine dorsale und eine ventrale Partie bewirkt, entspricht im Inneren eine hohe Epithelleiste, an derem Grund sich ein starker Schliessmuskel befindet, welcher erstmals bei *Malletia gigantea* festgestellt werden konnte. Während die ventrale Magenpartie einfach gestaltet ist, zeichnet sich der dorsale Abschnitt durch eine Anzahl von Buckel- und Blindsackbildungen aus. Einige davon zeigen äusserlich eine eigenartige Streifung, die durch Epithelleisten im Inneren hervorgerufen wird. Solche Leistenbildungen kommen auch bei anderen Muscheln vor, vgl. z. B. Yonge (1923, *Mya*) und dienen nach der Ansicht dieses Autors zur Führung des Nahrungsstromes in einer bestimmten Richtung.

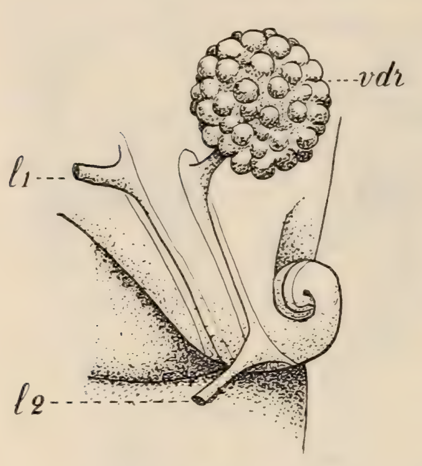


Fig. 3.

Linker Magenblindsack von *Malletia gigantea* mit Lebermündungen (l_1 und l_2) und Verdauungsdrüse (vdr).

Sehr auffällig ist ein grosser, spiralig gewundener Blindsack auf der linken Seite des Magens, in welchen die beiden Lappen der Leber münden (Fig. 3, l_1 und l_2); ferner tritt an seinem proximalen Ende der Ausführungsgang eines bei *Malletia gigantea* zum erstenmal gefundenen, und dann bei anderen Protobranchiern ebenfalls festgestellten Organes, der Verdauungsdrüse, in den Magen ein (Fig. 3, vdr). Von der Mündung des rechten Leberlappens (Fig. 3, l_1) zieht eine Furche im inneren Epithel ventralwärts der ganzen Länge des Blindsackes entlang bis zu dessen Spitze, und ebenso verläuft eine solche Furche von der Mündung der Verdauungsdrüse her ventralwärts und nimmt die Mündung des linken Leberlappens auf. Allem Anschein nach ergiesst sich das Sekret der beiden Leberlappen in diesen spiraligen Blindsack, in welchen der Nahrungsbrei einfliesst, um hier mit dem Lebersekret vermischt zu werden.

Stempell gab 1898 für *Leda sulculata* und *Malletia chilensis*

drei Lebermündungen an und in einer Fussnote schreibt er, dass er in den linken Lebergängen oft Bestandteile des Mageninhaltes gefunden habe. Offenbar handelt es sich aber bei dieser Beobachtung nicht um die eigentlichen Lebergänge, sondern um den Mündungsgang der Verdauungsdrüse, welche ich bei *Malletia gigantea*, sowie bei *Leda pella*, *Leda pernula* und *Portlandia isonota* ausgebildet gefunden habe, und die auch bei *Malletia chilensis* und *Leda sulculata* vorkommen dürfte. Diese Verdauungsdrüse präsentiert sich äusserlich als ein beerenförmiges Organ (Fig. 3, vdr), das der dorsalen Magenpartie auf der linken Seite aufliegt und in den proximalen Teil des Spiralblindsackes mündet. Interessanterweise werden in dieser Verdauungsdrüse Diatomeen, welche die fast ausschliessliche Nahrung von *Malletia gigantea* bilden, intrazellulär aufgenommen, und sie finden sich in den Zellpolstern der bläschenförmigen Ausbuchtungen in grosser Anzahl. Teilweise finden sich noch vollständige Diatomeen mit Kern und Plasma, teilweise nur Bruchstücke davon, wie auch ganze Diatomeen häufig in dem dorsalen Magenteil vorkommen, während sie ventral von der Ringleiste und im ganzen hinter dem Magen liegenden Darmabschnitt fehlen; dort finden wir nur kleine und kleinste Bruchstücke. Es fragt sich nun, was mit den intrazellulär aufgenommenen Diatomeen geschieht. Wäre es nicht denkbar, dass an dieser Stelle die schwer zugänglichen Kieselskelette auf eine noch unbekannte Art und Weise aufgeschlossen und der Inhalt der Diatomeen durch Phagozytose, wie sie ja bei Muscheln durchwegs vorkommt, aufgenommen würde? YONGE konnte bei *Mya* etwas Ähnliches beobachten: auch bei dieser Muschel werden an einer bestimmten Stelle der Magenwandung Nahrungspartikel intrazellulär aufgenommen, und YONGE bezeichnet die Zellen dieser Magenpartie als Phagozyten. Leider kann vorläufig noch nichts Genaues über die Funktion dieser Verdauungsdrüse der Protobranchier ausgesagt werden, da noch keine experimentellen Arbeiten darüber ausgeführt wurden. Es wäre äusserst interessant, einmal experimentell diesem Organ nachzuforschen. Allerdings fehlt die Verdauungsdrüse bei der in den europäischen Meeren am häufigsten vorkommenden Protobranchierform, *Nucula*; dagegen dürfte es nach den Erfahrungen, die DREW, HIRASAKA und auch ich selber über die Haltung von lebenden Protobranchiern gemacht haben, nicht schwierig sein, die nördliche Form, *Portlandia arctica*, in einem

Meereslaboratorium zu pflegen. Aller Wahrscheinlichkeit nach besitzt *Portlandia arctica* eine Verdauungsdrüse, da diese bei ihrer nächstverwandten Form, *Portlandia isonota*, wohl ausgebildet vorkommt.

Aus dieser Feststellung des Vorhandenseins einer Verdauungsdrüse bei diesen an und für sich primitiven Muscheln darf vielleicht angenommen werden, dass bei entsprechender Versuchsanordnung gerade die Protobranchier geeignet wären, verschiedene Probleme, speziell der Verdauungsphysiologie der Muscheln einer befriedigenden Lösung entgegenzuführen.

ZITIERTE LITERATUR.

1940. Caspers, H. *Über Nahrungserwerb und Darmverlauf bei Nucula.* Zool. Anz., 129.

1899. Drew, G. A. *Yoldia limatula.* Mem. Biol. Lab. Johns Hopkins Univ., 4.

1901. —— *The Life-History of Nucula delphinodonta (Mighels).* Quart. Journ. Micr. Sci., N.S., 44.

1927. Hirasaka, K. *Notes on Nucula.* Journ. Marine Biol. Assoc., Plymouth, 14.

1911. Pelseneer, P. *Les Lamellibranches de l'expédition du Siboga. Partie anatomique.* Rés. explor. zool. bot. océan. géol. entreprises Indes néerl. or. 1899-1900. Siboga, livr. 61.

1898. Stempell, W. *Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden.* Zool. Jahrb., Suppl. 4.

1923. Yonge, C. M. *The Mechanism of Feeding, Digestion and Assimilation in the Lamellibranch Mya.* Brit. Journ. Exp. Biol., 1.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Neuchâtel les 9 et 10 mars 1940

Masculinisation des Lézards castrés en fonction des greffes testiculaires et des implantations d'hypophyses

(NOTE PRÉLIMINAIRE)

par

M[lle] J. NEESER

(Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève).

Le fait que, chez les Vertébrés, les caractères sexuels secondaires dépendent d'une hormone sexuelle, sécrétée par les glandes génitales, a été prouvé, par la voie expérimentale, de deux manières: d'une part, on peut supprimer les caractères sexuels secondaires par la castration; d'autre part, on peut les rétablir par la greffe de glandes génitales ou l'injection d'extraits hormoniques. Ces expériences ont été réalisées avec succès chez les Batraciens, les Oiseaux et les Mammifères. Jusqu'à présent, chez les Reptiles, seule la suppression des glandes génitales a permis de définir la nature des caractères sexuels secondaires.

Parmi les caractères sexuels secondaires des Lézards, il faut citer notamment les glandes fémorales, qui représentent la différence sexuelle la plus constante. On trouve, sur la face ventrale de la cuisse du mâle, une rangée d'écailles spéciales, munies d'un canal excréteur par lequel fait saillie un produit de sécrétion. Celle-ci est due à un processus de kératinisation. Ces organes sont très développés au mois de mai et c'est à cette époque que la sécrétion devient proéminente. Ils régressent légèrement en juillet et en

août pour reprendre une faible activité au début de l'automne. Pendant l'hiver, ces glandes sont relativement peu développées et il n'y a aucune sécrétion visible à l'extérieur.

Chez la femelle, on trouve des organes fémoraux de même structure, mais de dimensions beaucoup plus petites. On ne peut y distinguer de bouchons de sécrétion, car la kératinisation ne se fait qu'à un très faible degré. Leur rôle, jusqu'à présent, est inconnu.

Trois auteurs ont essayé de définir le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Lézard. Le professeur Matthey [1] (1929), son élève Régamey [2] (1935) et Herlant [3] (1933) ont réussi à provoquer la régression des caractères sexuels secondaires par des expériences de castration. Mais ils ne sont pas parvenus à les rétablir sous l'action de greffes testiculaires. Contrairement à toute attente, le Lézard s'est montré totalement réfractaire à ces sortes d'expériences, par suite de l'absence de fixation des greffons; on les retrouve, en effet, flottant dans la cavité générale, et complètement dégénérés, longtemps après l'opération. Herlant a essayé, sans succès, la greffe de testicule sous la peau des aisselles. Régamey a eu l'idée d'implanter une hypophyse dans la cavité générale, en même temps que les fragments de testicule, ou de léser un organe, le foie ou l'épididyme, pour faciliter la reprise des greffes; mais il n'obtint aucune amélioration et le greffon dégénéra sans acquérir de connexions vasculaires.

Dans notre laboratoire, Mlle Moszkowska s'était heurtée à des difficultés de même ordre en ce qui concerne la greffe testiculaire chez un Batracien, le *Bombinator*. Toutefois, dans ce cas, à la différence du Lézard, les greffons se fixaient aisément mais n'entraient pas en spermatogénèse. Seul, un traitement prolongé par des implantations d'hypophyses lui a permis d'obtenir une évolution complète et une reprise fonctionnelle des greffons.

Expériences personnelles.

Mon Maître, Monsieur le Professeur Guyénot, m'ayant proposé d'étudier l'intersexualité chez les Reptiles, j'ai commencé, sous

---

[1] R. Matthey: *Les caractères sexuels secondaires du Lézard mâle* (Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat., 57, p. 223. 1929).

[2] J. Régamey: *Les caractères sexuels du Lézard* (Revue Suisse de Zoologie, tome 42, nº 5, janvier 1935).

[3] Herlant: *Les caractères sexuels des Reptiles* (Arch. Biol., tome 44, 1933).

sa direction, une série d'expériences pour préciser la détermination des caractères sexuels de ce groupe d'animaux. Après avoir réalisé plusieurs castrations chez des mâles et chez des femelles, j'ai essayé des greffes testiculaires sur des castrats mâles.

Technique: Les animaux d'expérience sont des *Lacerta viridis*. Le seul caractère sexuel secondaire extérieur, chez ces animaux, est la présence des glandes fémorales beaucoup plus développées chez les mâles que chez les femelles. Pour effectuer la castration, j'ai employé l'excellente technique mise au point par le professeur Matthey. Elle consiste à enlever les gonades par deux incisions latérales gauche et droite, faites un peu en avant de la cuisse, l'anesthésique employé étant l'éther. Après la peau, les muscles sont coupés, puis on écarte les côtes avec des pinces à cran, et on ouvre le péritoine. A ce moment, il est facile d'extérioriser la glande et de l'enlever au thermocautère. On rabaisse ensuite les côtes et les muscles, et la peau est recousue. Les Lézards paraissent très résistants et supportent facilement des hémorragies, même importantes. Toutefois, au début de mes expériences, j'ai eu plusieurs cas de mort post-opératoire qui paraissaient relever d'une anesthésie défectueuse. Il est, en effet, difficile de savoir à quel moment il faut interrompre la narcose.

Les greffes ont été toujours réalisées en même temps que la castration: celle-ci effectuée, selon la méthode décrite plus haut, je réintroduis immédiatement, dans la cavité générale, l'un des testicules, préalablement coupé en 5 à 6 fragments. J'ai donc pratiqué des autogreffes.

Résultats: La première autopsie a été faite 15 jours après l'opération. Les greffons étaient libres dans la cavité générale et presque complètement dégénérés. Et il en a été de même pour les animaux sacrifiés ou morts, 1 mois, 2 mois, 2 mois et demi après la greffe. Les fragments flottaient, sans relation vasculaire et ne formaient plus qu'un amas de cellules conjonctives; la structure en tubes n'était même plus toujours reconnaissable. Le Lézard que j'ai conservé le plus longtemps est mort trois mois et demi après son opération et les greffons n'étaient plus visibles. Si je n'ai pas observé de survie plus longue, les grands froids du début de janvier en sont la cause: la plupart des animaux n'y ont pas résisté.

Ces résultats étaient décevants, et je n'ai pu que vérifier les échecs des auteurs précédemment cités; je me suis attachée alors à trouver une autre technique permettant d'une part la fixation des transplants et stimulant, d'autre part, l'évolution des greffes.

Dans ce but, le Professeur Guyénot et K. Ponse me suggérèrent d'implanter les greffes dans un organe, comme on le fait dans le rein des Cobayes. Malheureusement la position anatomique des reins du Lézard les rend difficilement accessibles: ils sont situés dans la partie postérieure de la cavité abdominale, sous l'os pelvien et tout à fait appliqués contre le sacrum. Il aurait fallu les atteindre par la face dorsale, mais cette voie d'accès eût conduit sur le plexus nerveux fémoral, ce qui eût rendu l'opération bien délicate. La rate était trop petite pour recevoir le greffon. Il restait le foie, les poumons, le cœur ou le cerveau pour servir de substratum. Le foie semblait le moins dangereux à léser. Il est très volumineux, découpé en lobes et il occupe presque toute la moitié antérieure de la cavité abdominale; il n'est pas très épais et se déchire facilement, mais il offre un territoire richement vascularisé qui semblait propice à la fixation de greffons. L'animal allait-il supporter une lésion du foie et résister à la forte hémorragie qu'elle provoquait ? Il fallait essayer. C'est pourquoi, au début du mois de novembre 1939, j'ai commencé une nouvelle série d'expériences.

Technique: La castration totale bilatérale s'effectue comme précédemment; mais, du côté gauche, je pratique une incision plus longue, que je prolonge vers le haut, mettant ainsi à jour la partie postérieure du foie, celle qui recouvre l'estomac. Je coupe un des testicules prélevés en fragments aussi petits que possible et les implante dans le foie; une hémorragie assez forte a lieu qui entraîne une partie des greffons, mais quelques-uns restent à l'intérieur de l'organe. Lorsque l'hémorragie est arrêtée, la peau est recousue après que l'on a remis en place organes et parois musculaires.

Résultats: Deux mois après l'opération, la première autopsie a lieu. Il s'agit du Lézard n° 28. Extérieurement, aucune modification n'est visible. Les glandes fémorales sont en repos, toujours au stade de régression, comme celles des mâles témoins. Mais, à l'ouverture de la cavité abdominale, je retrouve une greffe adhérant au foie et au muscle. Elle est solidement fixée par ses deux extrémités et l'analyse microscopique prouve qu'elle est le siège d'une reprise certaine; elle est entourée d'une forte couche conjonctive qui a envahi les canaux séminifères de la périphérie; ceux de l'intérieur manifestent une certaine activité et présentent différents stades de la spermatogénèse; il n'y a pas de spermiogénèse. Quelques capillaires sont visibles.

Huit jours plus tard, deux animaux porte-greffes périssent, à la suite d'une baisse considérable de la température. Chez l'un (n° 29), il ne reste rien des greffons. Il est probable que, la plaie refermée, l'hémorragie du foie a recommencé, entraînant les deux ou trois fragments qui étaient restés à l'intérieur de l'organe. L'autre, par contre, le sujet n° 36, présente une greffe sur le foie, mais celle-ci ne semble pas fixée profondément. Extérieurement, les glandes fémorales ne montrent aucune modification. Microscopiquement, la greffe a repris, mais seuls quelques canaux séminifères sont le siège d'une activité cinétique. Tous les autres sont dégénérés, envahis par du conjonctif.

Un autre Lézard, le n° 40, autopsié le 24 février, avait reçu des greffes de testicule dans le foie après sa castration totale, le 12 décembre; il présente également une greffe. Bien qu'elle ne soit que superficielle, elle manifeste une activité spermatogénétique très marquée. Elle est entourée d'une couche scléreuse très épaisse et sa vascularisation est faible. L'animal a des glandes fémorales toujours au repos.

Il n'est pas étonnant que les glandes fémorales de ces Lézards ne sécrètent pas, car, normalement, elles n'entrent en activité qu'au printemps, lorsque la spermiogénèse se fait. Or, les greffes sont encore, toutes, loin de ce stade. Mais leur reprise, qui n'est pas totale, a eu lieu; et c'est déjà un résultat encourageant.

Traitements hypophysaires.

Sur les conseils de Mlle K. Ponse, et comme Moszkowska l'indique dans son travail sur les « Etudes endocrinologiques chez le *Bombinator* » [1], j'ai essayé les implantations d'hypophyse qui facilitent et activent l'évolution des greffons de testicule. J'ai obtenu, par cette méthode, des résultats intéressants.

1. Un Lézard, n° 30, après avoir subi une autogreffe de testicule dans le foie, a été traité immédiatement par une série d'implantations d'hypophyses de Lézards, introduites entières sous la peau du dos. Il en a reçu 16 en 38 jours. Dès la huitième implantation, on observe un début de sécrétion des glandes fémorales. A la fin du traitement, tous les organes fémoraux étaient en activité. Et

[1] Bulletin Biol. de France et Belgique, tome LXVI, nov. 1932.

16 jours après la dernière implantation d'hypophyse, soit le 58me jour après l'opération initiale, ils étaient toujours en activité et une sécrétion fraîche se voyait, sortant de chacun d'entre eux. L'autopsie, faite à ce moment, montre une greffe visible dans le foie, qui adhère aussi au péritoine. Deux autres greffons sont trouvés, flottant dans la cavité; ils sont en dégénérescence. Par contre, la greffe fixée sur le foie a repris. On y observe des spermatogonies, des stades synapsis et pachytènes et des figures de division réductionnelle très nettes. Quelques tubes sont en dégénérescence. La vascularisation néoformée est certaine quoique peu abondante. C'est donc une greffe en pleine activité spermatogénétique.

2. Un autre Lézard, le nº 33, a été traité par des hypophyses de Crapaud, broyées dans de l'eau physiologique stérile à 4%, et injectées à raison de 2 à la fois, sous la peau du dos. Il a reçu, de cette manière, 22 hypophyses en 24 jours. Il ne présente aucune réaction des glandes fémorales; à l'autopsie, qui eut lieu trois mois après l'opération, celles-ci ont le même aspect, la même structure régressée. Une greffe testiculaire est très visible dans le foie; l'examen histologique montre qu'elle est le siège d'une très grande activité. Il n'y a pas un seul tube en dégénérescence et on retrouve tous les divers stades de la spermatogénèse.

3. Le Lézard nº 43 a été castré et greffé le 23 janvier; dès le 24, et jusqu'au 7 février, il a reçu 7 hypophyses de Lézards, introduites entières sous la peau du dos. A ce moment, une grande partie des glandes fémorales entrent en activité; le traitement est interrompu jusqu'au 27 février. Les glandes ont encore un bouchon de sécrétion proéminent, mais qui n'est pas récent. Le Lézard reçoit alors 3 hypophyses en 5 jours et il est autopsié le 3 mars. Deux ou trois organes fémoraux ont repris une très légère activité. Dans la cavité, il n'y a pas de greffe sur le foie, mais un fragment testiculaire est fixé dans le muscle. A l'examen microscopique, il montre une dégénérescence presque totale; seuls un ou deux tubes séminifères présentent quelques synapsis et des gonies. La reprise ne semble donc pas avoir eu lieu.

4. On peut se demander si la masculinisation observée (nº 30) est due à l'action hormonale des greffes de testicules stimulées par les hypophyses implantées ou si les hypophyses n'exerceraient pas

une action masculinisante directe (la reprise de la greffe du n° 43 étant presque nulle).

J'ai, dans ce but, implanté à un Lézard mâle venant d'être castré totalement, des hypophyses de Lézards; déjà après la 5me implantation, quelques glandes fémorales entrent en activité et toutes sécrétaient après la 8me implantation. Il y a donc une action directe des hypophyses sur l'évolution des glandes fémorales. Restait à savoir s'il s'agissait là d'une substance masculinisante présente dans les hypophyses ou d'une substance stimulatrice de la croissance agissant, comme dans les expériences de Moszkowska, sur un territoire sensibilisé précédemment par les sécrétions du testicule.

5. Pour essayer de choisir entre ces deux opinions, j'ai refait des implantations d'hypophyses de Lézards sur une femelle, immédiatement après sa castration totale: aucune réaction de ses glandes fémorales n'a eu lieu.

Sans doute, ces cas sont trop peu nombreux pour permettre des interprétations définitives, mais on peut, semble-t-il, dégager provisoirement les conclusions suivantes:

Conclusions.

I. La reprise de la greffe de testicule est possible chez *Lacerta viridis*, à condition de l'implanter dans un territoire richement vascularisé et d'en faciliter l'évolution par des implantations d'hypophyses de Lézards ou de Crapauds.

II. Dans le cas d'implantations d'hypophyses de Lézards, la greffe de testicule (n° 30) a été accompagnée d'une masculinisation consistant dans le développement et l'activité fonctionnelle des glandes fémorales.

III. La seule implantation d'hypophyses sur un mâle castré a exercé la même action masculinisante, mais le traitement appliqué à une femelle castrée est demeuré complètement inefficace.

IV. De nouveaux faits permettront seuls une analyse des relations complexes entre hypophyse et glandes génitales, intervenant dans la stimulation des glandes fémorales.

Tome 47, nº 6. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Über Halbseitenentwicklung bei *Triton*

von

Gian TÖNDURY

(Anatomisches Institut der Universität Zürich).

Mit 4 Textabbildungen.

(Ausgeführt mit Unterstützung der Jubiläumsspende der Universität Zürich.)

Die Versuche, über die wir im folgenden kurz berichten möchten, wurden angestellt, um die Wirkung des männlichen Keimdrüsenhormones, des Testosteron auf die Primitiventwicklung von Amphibienkeimen zu untersuchen.

Wir verwendeten dazu alkoh. Lösungen von Testosteron in Konz. von 1 : 50.000 bis 1 : 500.000. Zu ihrer Herstellung gingen wir von einer 1%igen Stammlösung aus. Die Verdünnungen erfolgten in gew. Brunnenwasser; die Alkoh.konz. in den Zuchtlösungen waren also verschwindend klein (0,002—0,0002%), sodass, wie Kontrollversuche zeigen, eine Alkoholwirkung mit Sicherheit ausgeschlossen werden konnte. Alkoholbedingte Entwicklungsstörungen wurden erst beobachtet bei Anwendung von Konz. von über 2%. Die Keime verblieben teilweise während der ganzen Versuchsdauer in der Testosteronlösung, teilweise wurden sie nach 24—72 Stunden in gew. Wasser übertragen. Als Ausgangsstadien für unsere Experimente wählten wir Keime von *Triton alpestris* in verschiedenen Furchungsstadien und solche zu Beginn der Gastrulation.

Die Testosteronwirkung äusserte sich ganz allgemein betrachtet in zwei Erscheinungen, die mit grosser Regelmässigkeit immer wiederkehrten: 1. Die Testosteronkeime wiesen im Vergleich zu Wasserkeimen einen Entwicklungsrückstand auf, der sich im Neurulationsstadium ganz deutlich abhob. 2. Die Testosteron-

Neurulae zeigten in einem grossen Prozentsatz der Fälle Störungen der Neurulation, die von besonderem Interesse sind und deshalb Gegenstand unserer Darstellung sein sollen.

Es wurden im ganzen 184 Keime makro- und mikroskopisch untersucht. Davon zeigten 44,7% einfache Verzögerung der Entwicklung bei normal durchgeführter Gastrulation und Neurulation. Bei 102 Keimen, also in 55,3% wurden Neurulationsstörungen beobachtet, die doppelseitig (19%) oder einseitig (81%) auftraten. Die Medullarplatten waren bei doppelseitiger Störung entweder ganz rudimentär angelegt oder dann fehlten sie nur im Bereiche des Rückenmarkes. Bei asymmetrischen, einseitigen Fehlbildungen fand sich der Defekt in 56% der Fälle nur im hinteren Keimdrittel und griff seltener bis auf die Hirnanlage über; in 44% handelte es sich um wirkliche Halbbildungen, bei welchen der bilateral symmetrische Bau der Medullaranlagen von kranial bis kaudal gestört war: Es entwickelte sich nur die linke oder die rechte Medullarhälfte.

Von diesen asymmetrischen, vom entwicklungsmechanischen Gesichtspunkte aus gesehen sehr interessanten Neurulationsstörungen sollen einige Beispiele besprochen werden.

1. *Keime mit kaudal gelegenem Neurulationsdefekt.* — Diese Keime zeigten neben einem allgemeinen Entwicklungsrückstand eine asymmetrische Ausbildung der Rückenmarksanlage, die auf eine unterbliebene oder ungenügende dorsale Raffung der einen und auf eine Agenesie der andern Seite zurückgeführt werden muss. Bei der mikroskopischen Untersuchung fanden wir, dass nicht nur die Medullaranlage, sondern auch die Unterlagerung von der Störung betroffen war. Die Differenzierung des Urdarmdaches war unvollkommen, die Chorda rinnenförmig und als Dach in den dorsal weit offen stehenden Urdarm eingeschaltet.

2. *Keime mit Halbseitenentwicklung.* — An Stelle von zwei entwickelte sich bei diesen Keimen nur ein Medullarwulst. Abbildung 1 zeigt einen Keim, der als Morula in eine Testosteronlösung 1 : 100.000 eingelegt wurde; am 3. Versuchstag war in der Keimmitte eine deutliche Rückenrinne, auf der linken Seite die halbe Medullarplatte zu sehen. Rechts fehlte auch die geringste Andeutung einer solchen. Abbildung 2 stammt von einem Keim, der als Gastrula in einer Lösung von 1 : 200.000 vier Tage lang belassen

und dann fixiert wurde. Man erkennt, dass auch in diesem Fall nach normal abgeschlossener Gastrulation die rechte Seite unorganisiert geblieben ist. Links ist ein von vorne nach hinten gleichmässig herausgebildeter Wulst zu sehen; die rechte Seite entspricht dem Verhalten eines Keimes am Ende der Gastrulation. Abbildung 3 soll schliesslich zeigen, dass der Defekt auch die linke Seite betreffen kann. Es handelt sich um einen Keim, der als grosszellige Morula in eine Testosteronlösung von 1 : 500.000 eingelegt und sechs Tage nach Versuchsbeginn fixiert wurde. Die angelegte rechte Medullarhälfte zeigt eine klare Gliederung in Gehirn- und Rückenmarksanlage.



Abb. 1-3.
Keime von *Triton alpestris*.
(Siehe Erklärungen im Text).

anlage. Diese drei Beispiele lassen erkennen, dass die Halbseitenstörungen zu einer typischen Änderung des bilateral-symmetrischen Bauplanes des Tritonkeimes führen und dass der Defekt sowohl rechts als auch links auftreten kann.

Die mikroskopische Durchmusterung der Schnittserien zeigt, dass die streng einseitig entwickelten Medullarwülste typisch gebaut und überall durch eine scharfe Grenzmarke gegenüber der unentwickelten Seite abgesetzt sind. Hier verlieren die Zellen ihren Neuralcharakter, werden rundlich und kleiner und verbinden sich seitlich mit denjenigen der mehrfach verdickten Epidermis (Abb. 4). Die innere Organisation lässt erkennen, dass die Gastrulation in vollkommen normaler Weise vor sich gegangen ist und das Randzonenmaterial in das Keiminnere verlagert hat. Die Chordameso-

dermplatte zeigt stellenweise bereits erfolgte Sonderung in Chorda und Ursegmente. Die Chorda liegt lateralwärts verschoben genau im Bereiche der Grenzmarke zwischen den beiden Keimhälften, ventralwärts als Verschlusspfropf in die dorsal offen stehende Darmanlage eingeschaltet (Abb. 4). Da wo die Gliederung noch nicht erfolgt ist, steht sie mit dem Mesodermflügel der unentwickelten Seite in Verbindung.



Abb. 4.

Querschnitt durch einen Halbembryo im vordern Keimdrittel.
M = linker Medullarwulst, E = verdickte Epidermis auf der unentwickelten Seite, D = dorsal offenstehender Urdarm, Ch = Chorda.

Diese Versuche zeigen also, dass die Formbildungsvorgänge, die im normalen Entwicklungsgeschehen zur Ausbildung eines typisch bilateral-symmetrisch gebauten Embryo führen, bei den Testosteronkeimen in eindrucksvoller Weise gestört sind: Die eine Seite erreichte das Stadium der beendeten Gastrulation, während die andere den normalen Bau einer jungen Neurula aufwies. Hier erfolgte also, unabhängig von der Gegenseite, von einem Teilbezirk der präsumptiven Medullarplatte aus die Abgrenzung und Auffaltung eines Neuralwulstes. Im Keiminnern, innerhalb des Urdarm-

daches ist die Abgliederung der Chorda und der Ursegmente im allgemeinen auf der einen Seite beendet, während auf der andern das Randzonenmaterial noch kontinuierlich ineinander übergeht. Schliesslich hat der Urdarm im Stadium der dorsal offen stehenden Rinne seine Entwicklung eingestellt.

Diese Feststellungen zeigen, dass Teilvorgänge im Ablauf der gesamten Formbildung des Tritonkeimes — Neurulation, Sonderung des Urdarmdaches — unter dem Einfluss des Testosteron in weitgehendem Masse unabhängig vom Ganzen erfolgen können. Sie erinnern an die Temperaturdifferenz-Versuche von Vogt [1], bei welchen auf der Warmseite Halbgastrulation und Halbneurulation erfolgte, während die Kaltseite in der Entwicklung zurückblieb, oder an die halbseitige Entwicklungshemmung durch O_2-Abschluss. Diese Versuche, die durchaus gesetzmässigen Charakter hatten, stellen nach Vogt einen Beweis dafür dar, dass im Urodelenkeim trotz seines durch andere Experimente bewiesenen hochgradigen Regulationsvermögens eine weitgehende Vorzeichnung örtlich bestimmter Teilvorgänge der Entwicklung vom Furchungsstadium an besteht. Diese Vorzeichnung ist eine Bahnung, die genügen soll, um einer entwicklungsmechanisch isolierten Keimhälfte die volle Selbstgestaltungsfähigkeit zur typischen Halbbildung zu sichern. Dieser Mosaikcharakter kommt auch in der Entwicklung unserer Testosteron-Halbembryonen zum Ausdruck.

In den Vogt'schen Versuchen erfolgte Nachbildung der fehlenden Keimhälfte. Wie steht es mit unseren Testosteronkeimen ? Wurden sie kurz nach Auftreten des einen Neuralwulstes in reines Wasser übertragen, dann kam es gelegentlich zur Nachbildung der fehlenden Hälfte; aber auch spontan ist eine solche einige Male registriert worden. Hatten aber die Keime ein gewisses Alter erreicht, dann erfolgte keine Nachbildung mehr. Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass das Testosteron als stark lipoidlösliche Substanz von den Zellen festgehalten, aber unter bestimmten Umständen wieder abgegeben werden kann. Sie erhellen die allgemeine Testosteronwirkung, d. h. die Entwicklungshemmung und eventuell auch die doppelseitigen Neurulationsstörungen, vermögen aber keineswegs zu erklären, wieso diese Hemmung genau halbseitig auftreten kann. Handelt es sich um eine Störung im Organisator oder um eine solche

[1] Verh. d. Anat. Ges. Anat. Anz., 63, Erg.-Heft.

des Reaktionsmaterials oder beider ? Sind einseitige Gastrulationsstörungen für die Missbildungen verantwortlich zu machen ? Darauf geben unsere Versuche vorläufig keine Antwort.

Ist die Wirkung Testosteron-spezifisch ? Versuche mit andern Substanzen wie Transdehydroandrosteron, Cholesterin, Cholestenon in gleichen Konzentrationen weisen darauf hin, dass die Halbseitenstörung keine spezifische Testosteronwirkung ist: Auch mit den genannten Substanzen wurden ganz ähnliche Störungen erreicht. Möglicherweise handelt es sich um eine Aktionseigenschaft, die allen Vertretern der Steringruppe zukommen könnte.

Es bleibt weitern Versuchen vorbehalten, diese eigentümliche Wirkung, die uns hier ganz unerwartet entgegentritt, aufzuklären. Vielleicht eröffnen sich so neue Wege, um dem so interessanten Problem der Primitiventwicklung bei *Triton* von einer andern Seite aus als bisher beizukommen.

Tome 47, nº 7. — Mai 1940.

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN NEUENBURG, DEN 9. UND 10. MÄRZ 1940

Prädetermination des Letalitätsgrades einer *Drosophila*-Rasse durch den mütterlichen Genotypus

von

Ernst HADORN

(Zoologisches Institut der Universität Zürich).

(Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Bernischen Hochschule)[1]

Für die Letalmutation „*lethal-giant larvae*" (Symbol = *lgl*) (Lokalisation: 2; 0,0 C. B. BRIDGES) ist charakteristisch, dass ihre homozygoten Träger als ausgewachsene, aufgeblähte Larven oder als Pseudopuppen absterben (HADORN, 1937, 1938[2]). Der Faktor *lgl* wird zusammen mit einem andern Letalfaktor + Inversion (*Curly* = *Cy*) in dem balancierten System *lgl cn bw* sp^2/*Cy* gehalten. Diese Heterozygoten sind voll vital. Die 25% *Cy*/*Cy*-Zygoten, die ein solcher Stamm liefert, sterben entweder innerhalb der Eihüllen oder — seltener — als kleine Lärvchen. Die übrigen 75% der gebildeten Zygoten verteilen sich im Verhältnis 25 : 50 auf letale *lgl*/*lgl*- und vitale *lgl*/*Cy*-Kombinationen. Wenn der *lgl*-Faktor regelmässig erst am Ende des Larvenlebens zum Tode führen würde, so müssten also in unseren Zuchten stets doppelt soviele heterozygot-vitale als homozygot-letale Larven aufwachsen.

[1] Der Bernischen Hochschulstiftung möchte ich meinen verbindlichen Dank aussprechen. Auch meiner Frau danke ich herzlich für ihre Hilfe bei der Zucht und der mühsamen Auszählung der Larven.

[2] HADORN: 1937, Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A., 23. — 1938, Rev. Suisse Zool., 45.

Nun lassen sich die beiden Sorten von Larven einwandfrei im Leben unterscheiden: Bei den *lgl/lgl*-Larven bleiben die Malpighischen Gefässe wegen der homozygoten Wirkung der beiden Gene *cn* und *bw* ungefärbt, während sie bei *lgl/Cy*-Tieren gelb durchschimmern. Ausserdem erscheinen letale Larven infolge geringerer Entwicklung der Fettkörper durchsichtiger als die *lgl/Cy*-Tiere. Hat man die verpuppungsreifen Larven einer Kultur auf Grund dieser beiden Merkmalspaare ausgesondert, so bestätigt die Weiterzucht stets die Richtigkeit der Diagnose: die durchsichtigen Larven mit hellen Malpighischen Gefässen sind ausnahmslos letal, während die andern zu normalen Puppen und Imagines werden.

Nun hatte sich gezeigt, dass in sehr zahlreichen Zuchten, die ich für entwicklungsphysiologische Experimente ansetzte, die Zahl der *lgl/lgl*-Larven stets weit unter dem zu erwartenden Werte blieb. Dieser Wert lässt sich für jede Kultur aus der Zahl der auftretenden vitalen *lgl/Cy*-Tiere berechnen. Wenn die Stärke der *lgl/lgl*-Klasse nicht den erwarteten Wert erreicht, müssen wir annehmen, dass diese Zygoten eine grössere embryonale oder früh-larvale Sterblichkeit haben als ihre heterozygoten Zuchtgeschwister. Wir werden das Verhältnis der Zahl der tatsächlich auftretenden Letallarven zur „Erwartungzahl" ihrer Klasse als „Larvale Aufwachszahl"[1] (abgekürzt: L.A.Z.) bezeichnen und in Prozentwerten angeben. Stellen wir z. B. in einer Zucht vor der Verpuppung neben 250 *lgl/Cy*-Larven nur 50 *lgl/lgl*-Larven fest, so berechnet sich die L.A.Z. auf $50 : 125 \times 100 = 40\%$.

Verschiedene Massenzuchten unseres Stammes ergaben für die *lgl/lgl*-Kombination ausserordentlich verschiedene L.A.Z., wobei die Werte zwischen 10 und 60% schwanken konnten. Wir haben nun zu untersuchen, ob diese grossen Unterschiede durch zufällig wechselnde Milieubedingungen in den verschiedenen Kulturen bedingt sind oder ob sie durch genetische Faktoren verursacht werden. Für den 1. Fall müsste man annehmen, dass der letale Genotypus äusserst empfindlich auf verschiedene Aussenfaktoren reagiert. Der 2. Fall würde dann eintreten, wenn unser Stamm genetisch nicht einheitlich wäre, wenn er ein Gemisch verschiedener Gene enthielte, die Einfluss auf die L.A.Z. der Letalen hätten. Eine

[1] Vergl. A. Kühn: 1939, Z. indukt. Abstammungslehre 77.

wechselnde Auswahl und Kombination dieser Gene könnte dann die verschiedenen L.A.Z. erklären.

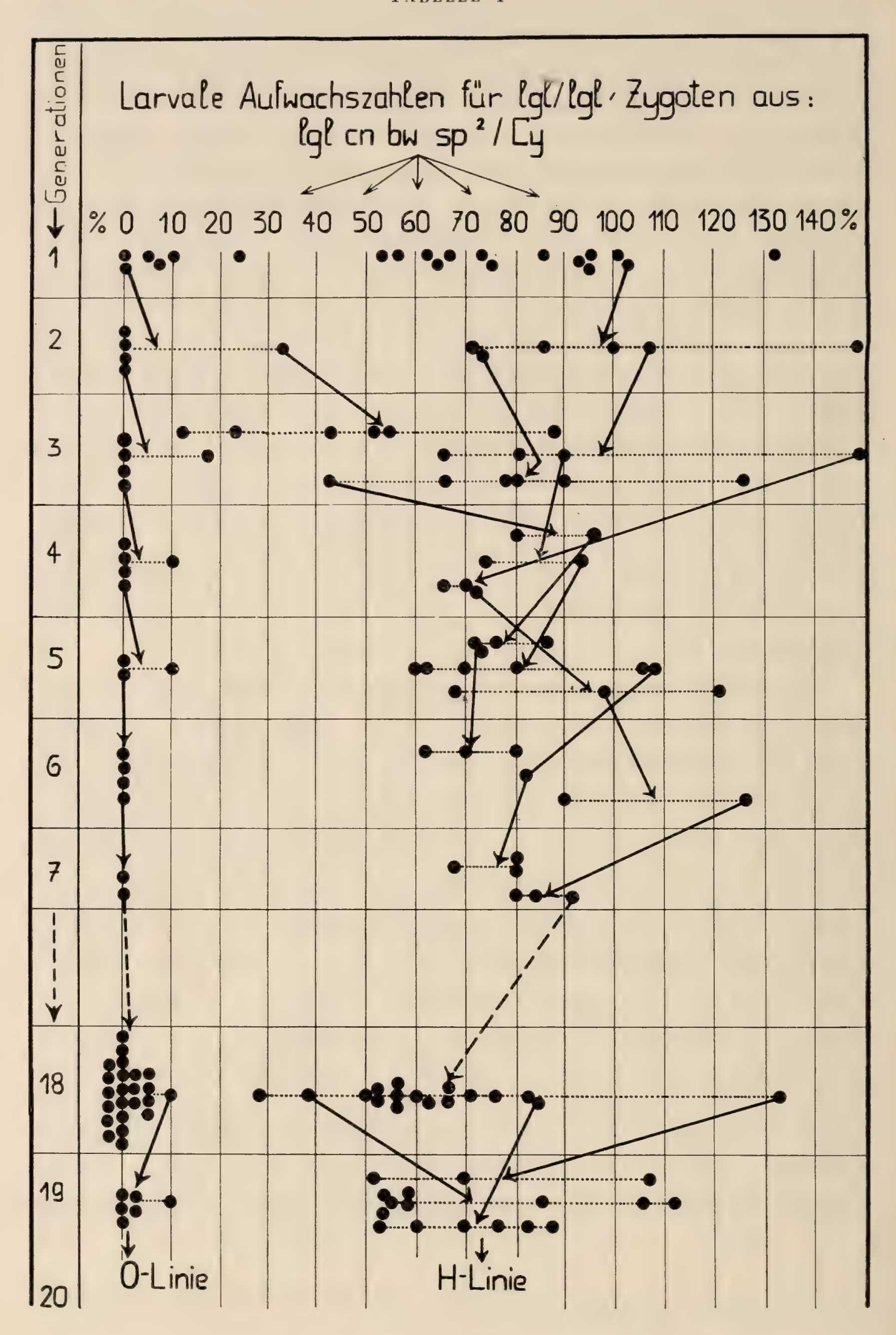
Aus der Stammkultur wurden zuerst 20 unbefruchtete Weibchen isoliert und einzeln zusammen mit je einem Männchen in eine Zuchtflasche gesetzt. Dann wurde die während 4 Tagen abgelegte Nachkommenschaft eines jeden Einzelpaares ausgezählt und die L.A.Z. für Letallarven berechnet. Die erhaltenen Werte sind in der obersten Reihe der Tabelle 1 unter Generation 1 (abgekürzt: G 1) aufgetragen. Jeder Kreis bezieht sich auf die vom 3.—7. Tage nach dem Schlüpfen abgesetzte Nachzucht eines Einzelpaares. In diesem Zeitraum sind die Weibchen am produktivsten und liefern je 100—300 Eier. Somit stützen sich unsere Werte überall auf genügend grosse Zahlen. Aus der Tabelle wird ersichtlich, dass die L.A.Z. für die einzelnen Zuchten ausserordentlich verschieden sind. Unter den Nachkommen zweier Pärchen fanden sich überhaupt keine erwachsenen *lgl*/*lgl*-Larven; von andern Paaren dagegen wurden die vollen 100% der zu erwartenden Letallarven geliefert. Ein Paar brachte es sogar auf eine L.A.Z. von 150%. Hier sind nun zu wenig *lgl*/*Cy*-Tiere aufgetreten. Ausserdem sind die verschiedensten Werte zwischen 0% und 100% vertreten.

Ob diese grossen Unterschiede ausschliesslich milieubedingt sind, muss eine isolierte Weiterzucht zeigen. Dazu können natürlich nicht die letalen Larven selbst, deren L.A.Z. wir bestimmten, verwendet werden, sondern wir sind auf ihre vitalen *lgl*/*Cy*-Zuchtgeschwister angewiesen, die uns aber ebenso gut über allfällig vorkommende genetische Unterschiede Aufschluss geben können. Es wurden z. B. 5 Flaschen mit frisch-geschlüpften Einzelpärchen besetzt, die aus einer jener Zuchten stammten, deren L.A.Z. 0% betrug. Als Gegenexperiment wurden 6 Paare aus einer Familie mit L.A.Z. = 100% zusammengestellt [1]. Die L.A.Z., die für die letalen Nachkommen der nächsten Generation (G 2; 2. Reihe) festgestellt wurden, sind klar verschieden, je nachdem von einer elterlichen Zucht mit extrem tiefer oder hoher L.A.Z. ausgegangen wurde. Dies gilt nicht nur für den Mittelwert der ganzen Geschwisterschaft, sondern ebenso für die Werte aller Einzelpaare. Die in unserer Tabelle eingezeichneten Pfeile führen jeweils von der L.A.Z.

---

[1] Zuchten, die von mittleren L.A.Z. ausgingen, sollen in dieser Mitteilung nicht besprochen werden.

TABELLE 1



Larvale Aufwachszahlen für lgl/lgl-Zygoten aus:
lgl cn bw sp²/Cy
Generationen
% 0 10 20 30 40 50 60 70 80 90 100 110 120 130 140 %
1
2
3
4
5
6
7
18
19
20
O-Linie
H-Linie

der elterlichen Zucht zum Mittelwert der neuen Generation, deren Glieder mit einer punktierten Linie verbunden sind.

Schon diese erste Nachzucht beweist, dass verschiedene L.A.Z. mindestens teilweise genetisch bedingt sein müssen. Denn bei reiner Milieu-Streuung könnte die Selektion innerhalb der G 1 keinen Einfluss auf die L.A.Z. der G 2 haben. Prüfen wir mit isolierter Weiterzucht nun auch die Variation, die bei den Geschwisterschaften der G 2 auftritt, so zeigt sich, dass Selektion nur bei der Gruppe mit niedriger L.A.Z. einen (anfänglichen) Erfolg hat, während sie bei der hochprozentigen Geschwisterschaft wirkungslos bleibt, was aus den Pfeilverbindungen von G 2 zu G 3 ersichtlich ist. Auch alle weiteren Selektionsversuche in der hochprozentigen Zuchtfamilie, die wir im folgenden als H-Linie bezeichnen wollen, führten regelmässig zu ausgleichenden Mittelwerten zurück. Besonders deutlich tritt dies beim Übergang von G 3 zu G 4 und von G 18 zu G 19 in Erscheinung. Von der 8.—17. Generation musste die isolierte Pärchenzucht unterbrochen werden. Trotzdem die H-Linie während dieser Zeit sich selbst überlassen war, wobei es neben Geschwisterpaarungen auch zu Kreuzungen zwischen entfernteren Verwandten gekommen ist, lieferte die Linie nach Wiederaufnahme der Einzelpaarzuchten (ab G 18) niemals extrem tiefe L.A.Z. Wir haben somit in der H-Linie einen Genotypus isoliert, für den zwar wechselnde aber doch stets relativ hohe L.A.Z. charakteristisch sind. Dabei können die Mittelwerte für einzelne Geschwisterschaften zwischen 65 % und 108 % schwanken.

In entsprechender Weise liess sich durch fortgesetzte Einzelzucht ein Genotypus absondern, der entweder gar keine oder nur vereinzelte grosse *lgl/lgl*-Larven liefert. Wir werden diesen Zweig unseres *lgl/Cy*-Stammes als O-Linie bezeichnen. Da nur ganz wenige der *lgl/lgl*-Zygoten in dieser O-Linie zu ausgewachsenen Larven werden, fragt es sich, wann denn bei den übrigen der Tod eintritt. Auszählungen von Eiern und Jungräupchen zeigen, dass in der O-Linie die homozygoten Träger des *lgl*-Chromosoms meist schon sehr früh und zwar bereits innerhalb der Eihüllen embryonal absterben.

Die O-Linie und die H-Linie des *lgl/Cy*-Stammes unterscheiden sich demnach im Zeitpunkt des Absterbens ihrer *lgl/lgl*-

Zygoten. In der O-Linie wirkt die letale genetische Konstitution fast ausnahmslos frühembryonal; in der H-Linie dagegen stirbt die überwiegende Zahl der genetisch Letalen erst nach Ablauf des Larvenlebens.

Kreuzungen zwischen Vertretern der beiden Linien können über die genetischen Faktoren Aufschluss geben, die den verschiedenen Letalitätsgraden zugrunde liegen. Die diesbezüglichen Ergebnisse sind in der Tabelle 2 zusammengestellt. Die reziproken Kreuzungen O × H und H × O (abgekürzt Kr. 1 und Kr. 2) wurden mit je 12 Einzelpaaren angesetzt. Die L.A.Z. der entstehenden letalen Bastardlarven sind reziprok verschieden. Sie stimmen für beide Kreuzungen überein mit denjenigen Werten, die für die mütterlichen Linien charakteristisch sind. Ein Einfluss des väterlichen Genoms auf den Letalitätsgrad kommt nicht zur Geltung. Nun sind die L.A.Z. für *lgl*/*lgl*-Weibchen genau so reziprok verschieden wie für die Männchen; deshalb kann der reziproke Unterschied unserer Bastardzucht nicht auf Genen der Geschlechtschromosomen dieser Larven beruhen. Als einzige Ursache für die Verschiedenheit kommen Faktoren des mütterlichen Eiplasmas in Frage; denn beide reziproke Bastarde haben im weiblichen Geschlecht genau die gleiche Chromosomenzusammenstellung (je 4 O- und 4 H-Chromosomen). Das Eiplasma aber stammt in der Kr. 1 aus der O-Linie, in der Kr. 2 aus der H-Linie.

Fortgesetzte Rückkreuzungen müssen darüber entscheiden, ob es sich hier um echte plasmatische Vererbung (Plasmonwirkung) oder bloss um plasmatische Qualitäten handelt, die unter dem Einfluss prädeterminierender Gene der Mutter entstanden sind („maternal effect"). Ausgehend von den OH-Bastarden der Kr. 1 wurden durch viermalige Rückkreuzung mit H-Männchen in das ursprüngliche O-Plasma immer mehr H-Chromosomen eingelagert (Kr. 3, 7, 9, 11). Dabei stiegen die Mittelwerte der L.A.Z. von 0,33 (Kr. 1) auf 24,8 (Kr. 3), auf 44,4 (Kr. 7), auf 60,0 (Kr. 9) bis zur 4. Rückkreuzung (Kr. 11), bei der mit 73,3% wieder ein für die reine H-Linie charakteristischer Wert erreicht wurde [1]. Entsprechend verhalten sich die L.A.Z. bei den reziproken Kreuzungen

[1] Die Mittelwerte in der letzten Kolonne der Tabelle 2 sind nicht auf Grund der vorausgehend angegebenen Klassenwerte berechnet, sondern stützen sich auf die genauen L.A.Z. jeder einzelnen Zuchtflasche.

(Kr. 2, 4, 8, 10, 12). Trotz Beibehaltung des H-Plasmons nehmen die L.A.Z. in dem Masse ab, wie die mütterlichen H-Chromosomen durch Elemente des O-Genoms ersetzt werden. Auch hier wird der für die O-Linie typische Wert erreicht.

Damit ist der Nachweis erbracht, dass die plasmatischen Qualitäten, die den Letalitätsgrad bestimmen nicht autonome Erbfaktoren sind, sondern temporäre Eigenschaften der Eisubstanz, die durch prädeterminierende Tätigkeit der mütterlichen Gene zustande kommen.

Wir haben demnach prinzipiell zu unterscheiden zwischen den gewöhnlichen Genwirkungen, die erst nach der Amphimixis der Gameten-Genome in Reaktion treten und solchen Genwirkungen, die schon vor der Amphimixis gewisse Eigenschaften der kommenden Generation vorausbestimmend festlegen. Zur Unterscheidung dieser beiden Wirkungsphasen scheinen mir die Termini metamiktische und promiktische Genwirkungen zweckmässig.

In der Tabelle 2 sind die promiktisch-mütterlichen und für die Kr. 1—6 auch die metamiktischen Chromosomensätze (diese in *Schrägdruck*) eingetragen. Dabei wurde für jede Kreuzung angegeben, mit welcher Wahrscheinlichkeit unter den 4 Chromosomenpaaren einer Geschwisterschaft entweder 0 oder 1 oder 2 ... oder 8 Chromosomen aus der H-Linie vertreten sind. Die Wahrscheinlichkeit für die Zahl der im Einzelfall beteiligten Chromosomen der O-Linie ergibt sich ohne weiteres aus der symmetrischen Ergänzung zu den angegebenen H-Werten.

Je nachdem wir die promiktisch-mütterliche oder die metamiktische Chromosomenzusammenstellung vergleichen, ergeben sich für die Letallarven verschiedene Versuchsanordnungen und Ergebnisse: Die Kr. 1 und Kr. 2, bei denen verschiedene promiktische aber gleiche metamiktische Chromosomensätze vorliegen, führen zu verschiedenen Letalitätsgraden. Zu dieser Versuchsanordnung bilden die Kr. 3—6 das *experimentum crucis*, indem jetzt die promiktisch-mütterlichen Chromosomen der ganzen Gruppe identisch und die metamiktischen Chromosomen verschieden sind. Als Ergebnis wurden annähernd gleiche Letalitätsgrade festgestellt, was nicht eintreten dürfte, wenn die metamiktischen Chromosomen einen wesentlichen Einfluss

TABELLE 2. — *Reziproke fortgesetzte Kreuzungen und Rückkreuzungen zwischen Vertretern der H- und O-Linie.*

Nr.	Kreuzung Kr. ♀ × ♂	Wahrscheinlichkeiten in % für Zahl der H-Chromosomen. promiktisch-mütterlich: obere Werte *metamiktisch: untere Werte* 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Total-Paare	Verteilung der Einzelzuchten auf *L.A.Z.*-Klassen: 0 %	1-20 %	21-40 %	61-80 %	41-60 %	81-100 %	101-120 %	Mittel der L.A.Z. in % für *lgl/lgl*
1	O × H	**100**	—	—	—	— *100*	—	—	—	—	12	11	1	—	—	—	—	—	**0,33** ± 0,32
2	H × O	—	—	—	—	— *100*	—	—	—	**100**	12	—	—	—	2	5	2	3	**81,8** ± 5,9
3	OH × H	—	—	—	—	**100** *6,25*	— *25*	— *37,5*	— *25*	— *6,25*	10	1	3	5	1	—	—	—	**24,8** ± 5,1
4	HO × O	— *6,25*	— *25*	— *37,5*	— *25*	**100** *6,25*	—	—	—	—	6	—	3	3	—	—	—	—	**17,0** ± 2,9
5	OH × OH	— *0,4*	— *3,125*	— *10,9*	— *21,9*	**100** *27,4*	— *21,9*	— *10,9*	— *3,125*	— *0,4*	10	—	6	3	1	—	—	—	**21,0** ± 4,3
6	HO × HO	— *0,4*	— *3,125*	— *10,9*	— *21,9*	**100** *27,4*	— *21,9*	— *10,9*	— *3,125*	— *0,4*	9	—	4	2	3	—	—	—	**28,7** ± 4,8
7	OHH × H	—	—	—	—	**6,25**	**25**	**37,5**	**25**	**6,25**	21	—	6	3	6	4	2	—	**44,4** ± 5,8
8	HOO × O	**6,25**	**25**	**37,5**	**25**	**6,25**	—	—	—	—	18	6	11	1	—	—	—	—	**7,4** ± 2,0
9	OHHH × H	—	—	—	—	**0,4**	**4,7**	**21,1**	**42,2**	**31,6**	7	—	—	—	3	4	-	—	**60,0** ± 3,7
10	HOOO × O	**31,6**	**42,2**	**21,1**	**4,7**	**0,4**	—	—	—	—	12	8	4	—	—	—	—	—	**1,2** ± 0,53
11	OHHHH × H	—	—	—	—	**0,02**	**0,7**	**7,2**	**33,5**	**58,6**	6	—	—	—	1	4	—	1	**73,3** ± 5,9
12	HOOOO × O	**58,6**	**33,5**	**7,2**	**0,7**	**0,02**	—	—	—	—	4	4	—	—	—	—	—	—	**0,0** ± 0

auf den Zeitpunkt des Absterbens hätten. Das bestimmende promiktische Genom setzt sich bei den Kr. 3—6 übereinstimmend aus je 4 O- und 4 H-Chromosomen zusammen. Dieser Zusammenstellung entspricht eine L.A.Z., die intermediär zwischen den Werten einer reinen O- und H-Linie liegt.

Bei den Kr. 7—12 sind die für eine Serie verwendeten Weibchen in bezug auf die beteiligten mütterlichen O- und H-Chromosomen nicht mehr einheitlich. So können unter den OHH-Weibchen der Kr. 7 neben Individuen mit 4 O + 4 H-Chromosomen auch solche vorkommen, die überhaupt nur noch H-Chromosomen enthalten. Entsprechend verhalten sich die L.A.Z. Für einzelne Paare fallen sie in den gleichen intermediären Bereich wie bei den Kr. 3—6; für andere Paare dagegen erreichen sie bereits eine für die reine H-Linie charakteristische Höhe. In der Kr. 8 schwankt die Zahl der H-Chromosomen in verschiedenen Wahrscheinlichkeiten zwischen 4 und 0; damit ergeben sich auch für die L.A.Z. mittlere bis tiefste Werte. Für die Kr. 9 und 10 beträgt die Wahrscheinlichkeit noch 0,4%, dass zufällig noch Weibchen vom Typus der Kr. 3—6 (mit gleichviel O- wie H-Chromosomen) ausgewählt werden und für die Kr. 11 und 12 nur noch 0,02%. Damit stimmt die Tatsache überein, dass die L.A.Z. der ausgeführten reziproken Rückkreuzungen getrennte Klassen belegen und mehrheitlich die für reine Linien geltenden Werte erreichen, was wegen der zunehmenden Homozygotie auch zu erwarten ist.

Welche und wieviele mütterliche Gene den Letalitätsgrad der *lethal-giant*-Larven vorausbestimmen, ist noch nicht untersucht. Es schien deshalb zweckmässig, die Daten auf der Tabelle 2 zunächst so einzusetzen, als ob alle Chromosomen beeinflussend wirken könnten. Die grobe Proportionalität, die in den vorliegenden Versuchen zwischen der Zahl der mütterlichen O- resp. H-Chromosomen und den L.A.Z.-Werten besteht, darf nicht zu voreiligen Schlüssen verleiten. Sie lässt recht viele Möglichkeiten bezüglich der Zahl und Art der bedingenden Faktoren zu.

Zusammenfassung.

1. Aus dem *lgl cn bw sp*^{2}/*Cy*-Stamm konnten 2 reine Linien isoliert werden, die sich im Letalitätsgrad (Zeitpunkt des Absterbens) der homozygoten *lgl*/*lgl*-Larven unterscheiden.

2. Über die „Letalität-an-sich" (Tod oder Leben) entscheidet das metamiktische (generations-eigene) Genom. Es bewirkt, dass alle homozygoten Träger des *lgl*-Chromosoms spätestens beim Verpuppungsbeginn absterben. Die heterozygoten *lgl/Cy*-Tiere sind voll vital.

3. Über den Letalitätsgrad entscheidet das promiktische Genom in der vitalen *lgl/Cy*-Mutter. In der einen Linie wird die Eisubstanz für frühembryonales, in der andern für postlarvales Absterben der homozygoten Träger des Letalfaktors prädeterminiert.

Tome 47, n° 8. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Polarität und Reifungsteilungen bei zentrifugierten *Tubifex*-Eiern

von

F. E. LEHMANN

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern).[1]

Mit 2 Textabbildungen.

Nachdem die Frage nach den Gestaltungsfaktoren bei der Organbildung der Wirbeltiere jahrelang im Mittelpunkt des Interesses gestanden hat, beschäftigt sich die embryologische Forschung in neuester Zeit wieder mehr damit, zu untersuchen, welche Entwicklungsfaktoren im Anlagenmuster des Eies nachweisbar sind. Diese Frage ist besonders interessant bei den sogenannten Mosaikeiern, d. h. bei den Eitypen, bei denen schon während der Furchung einzelnen Blastomeren organbildende Plasmabezirke zugeteilt werden. Wie weit kann man diese Bezirke schon im ungefurchten Ei nachweisen ?

Das Ei von *Tubifex* eignet sich gut für eine Untersuchung dieser Frage, da bei ihm organbildende Plasmabezirke frühzeitig als sogenannte Polplasmen ausgesondert werden. Sie bilden sich kurz nach der 2. Reifungsteilung und sind vor der ersten Furchungsteilung sehr deutlich sichtbar. Am animalen und am vegetativen Pol ist je eine massige Plasmaansammlung vorhanden und kennzeichnet so die Polarität des *Tubifex*-Eies in auffälliger Weise (Abb. 1 *c*). Die Polplasmen sind nach den Untersuchungen von

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Bernischen Hochschule.

PENNERS das Anlagematerial für die ekto- und mesodermalen Keimstreifen.

Welche Faktoren bestimmen nun die Lage der Polplasmen? Es lag nahe, im Anschluss an zahlreiche ähnliche Experimente amerikanischer Autoren, insbesondere von CONKLIN und MORGAN, zu untersuchen, wie weit Materialverlagerungen im Ei die Lage der Polplasmen und damit auch die Polarität des Eies veränderten. Zur Erzeugung von Materialverlagerungen eignet sich die Zentri-

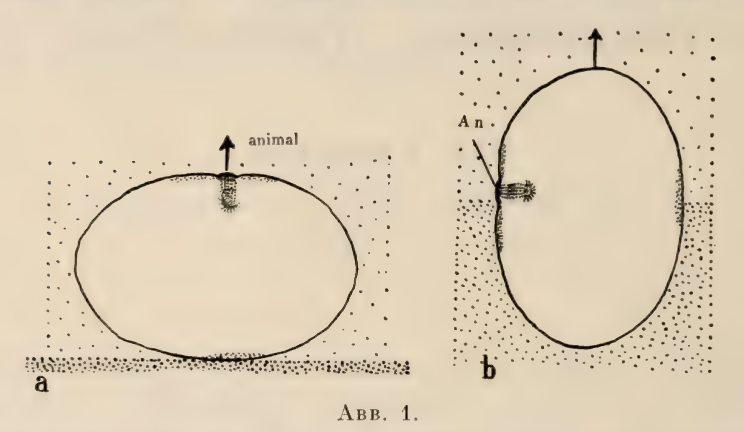


ABB. 1.

Polplasmabildung bei Eiern, die in verschiedener Orientierung zentrifugiert wurden.

a) und *b*) Lageschemata von Eiern, die kurz vor der 2. Reifungsteilung zentrifugiert wurden.

a) Ei auf Agarunterlage. Der animale Pol liegt zentripetal. Richtung des Pfeiles weist auf die Achse der Zentrifuge.

b) Ei auf Gummi arabicum (37%) schwebend. Der animale Pol mit Spindelansatzstelle (An) liegt seitlich. Der zentripetale Pol des Eies liegt beim Pfeil.

fuge, die schon vielfach von den amerikanischen Autoren zu diesem Zwecke verwendet worden war.

Wie die meisten zentrifugierten Eier, zeigt auch das *Tubifex*-Ei nach der Zentrifugierung eine deutliche Schichtung des Eiinhaltes[1]. Vom zentripetalen Pol ausgehend, finden wir bei Eiern, die vor der 2. Reifungsteilung mit 1700 facher Schwerkraft zentrifugiert

[1] Weitere Angaben finden sich in F. E. LEHMANN, *Zustandsänderungen im Ei von Tubifex während der Reifungsteilungen.* Arch. f. exp. Zellforschung, Bd. 22, 1938. Ebenda auch Hinweise auf ältere Literatur. Neuere Literatur in Fortschr. d. Zoologie, Neue Folge, Bd. 1 (1937), 3 (1938), 4 (1939).

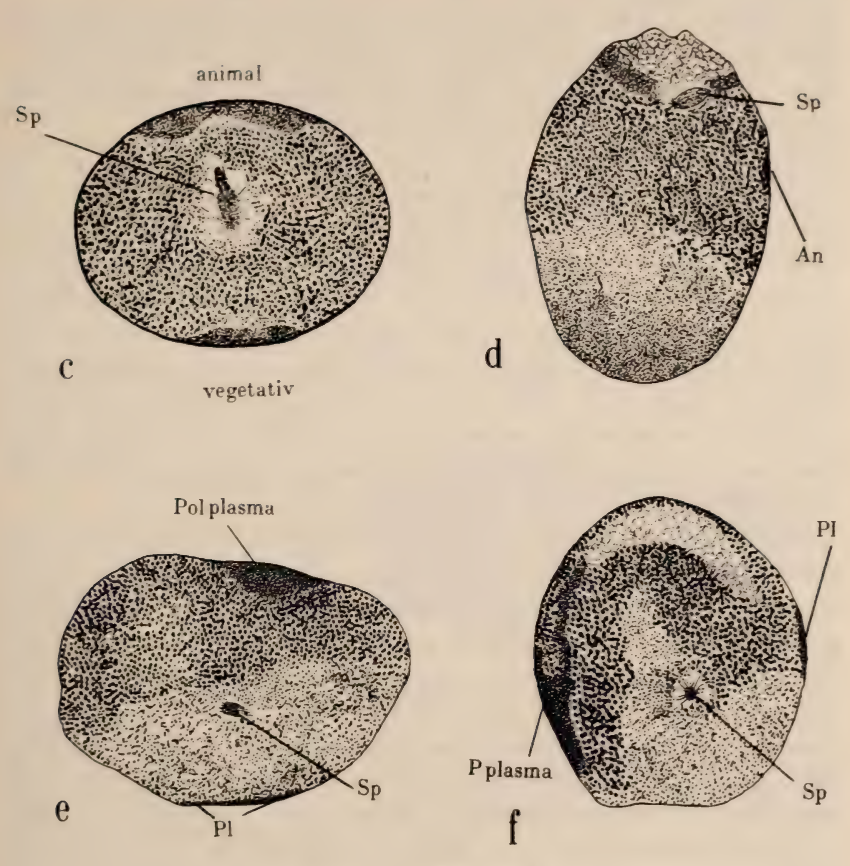


ABB. 1 (Fortsetzung).

c)-f) Überzeichnete Mikrophotos.

c) Schnitt durch normales Ei, kurz vor der 1. Furchungsteilung mit Furchungsspindel (Sp) und animalem und vegetativem Polplasma (dunkel getönt).

d) Ei vom Typus *b)*. Spindelansatzstelle (An) erhalten. Sie liegt seitlich am Ei. Die abgerissene Spindel (Sp) liegt zentripetal verschoben in der Plasmazone.

e) Zentrifugiertes Ei vom Typus *a)* bei der Polplasmabildung. Am zentripetalen Pol kräftige Plasmaansammlung, am zentrifugalen Pol schwache Polplasmaansammlung (Pl).

f) Zentrifugiertes Ei vom Typus *b)* bei der Polplasmabildung. Zentripetaler Pol oben im Bild. Die Polplasmen bilden sich seitlich, also entsprechend der ursprünglichen Polarität.

wurden, folgende Schichten (Abb. 1 *d*): eine weissliche „Fettkappe“ (wohl Fette und Phosphatide enthaltend), eine Plasmazone mit dem Kern bzw. der Reifungsspindel, eine Zone mit „leichtem“ Dotter, eine Zone, die vor allem opakes Grundplasma enthält und am zentrifugalen Pol eine Zone mit schwerem Dotter.

Wie verhält sich die neue Achse des zentrifugierten Eies zur ursprünglichen animal-vegetativen Achse? Bei den Eiern der meisten Tierarten, die bisher mit der Zentrifuge behandelt wurden, liess sich diese Frage nicht einwandfrei beantworten. Beim *Tubifex*-Ei liegen natürliche Marken vor und ermöglichen so eine genaue Feststellung der Achsenverhältnisse. Der animale Pol des *Tubifex*-Eies wird durch die Ansatzstelle der Richtungsspindel markiert (Abb. 1 *b*). Diese Anheftungsstelle, die sich durch eine besondere Plasmastruktur auszeichnet, bleibt auch dann noch eine Weile erhalten, wenn die daran haftende Spindel durch die Zentrifugierung abgerissen wird (Abb. 1 *d*).

Werden die Eier auf spezifisch schwererem Gummi arabicum schwebend zentrifugiert (Abb. 1 *b*), so werden sie, wie aus der Lage der Anheftungsstelle der Spindel hervorgeht, in einer Achse geschichtet, die senkrecht steht auf der animal-vegetativen Achse. Werden die Eier dagegen in einem spezifisch leichteren Medium auf einer Agarunterlage mit dem animalen Pol zentripetalwärts gerichtet zentrifugiert (Abb. 1 *a*), dann fällt die Schichtungsachse mit der animal-vegetativen Achse und der animale Pol mit dem zentripetalen Pol zusammen. Es ist also beim *Tubifex*-Ei möglich, die Eisubstanzen sowohl in der animal-vegetativen als auch in einer Achse senkrecht dazu zu schichten. Damit sind die methodischen Grundlagen gegeben, Substanzschichtungen in ganz bestimmter Beziehung zur Eipolarität durchzuführen und ihren Einfluss auf die Polplasmabildung zu studieren.

Für die Versuche werden Eier, die vor der 2. Reifungsteilung standen, verwendet. Sie wurden mit 1700-facher Schwerkraft teils senkrecht, teils parallel zur Eiachse geschichtet. Nach der Zentrifugierung wurden sie in Zuchtlösung gehalten, bis bei den Kontrollkeimen deutliche Polplasmen erschienen waren (Abb. 1 *c*). Bei den zentrifugierten Keimen hatten sich ebenfalls in allen Fällen Plasmaanhäufungen gebildet. Sie waren häufig nicht normal, entsprachen aber in ihrer feineren Struktur (der stark verdickten Rinde und dem Aussehen des darunter angehäuften Plasmas) den Polplasmen

der Kontrollkeime. Bei den Eiern, deren Schichtungspolarität senkrecht zur animal-vegetativen Polarität ist, liegen die Plasmaanhäufungen seitlich (Abb. 1 *f*), während sie bei denjenigen, bei denen Schichtungspolarität und animal-vegetative Polarität zusammenfallen, an den Polen liegen (Abb. 1 *e*). Die Lage der Polplasmen bei den zentrifugierten Keimen entspricht also in allen Fällen der ursprünglichen Polarität. Es zeigt sich, dass die Materialverlagerungen, welche die Zentrifugierung bewirkt, die Polarität des *Tubifex*-Eies nicht ändern. (Wie weit die mehr oder weniger grossen Störungen in Grösse und Ausdehnung der Polplasmen die weitere Entwicklung beeinflussen, kann hier nicht erörtert werden.)

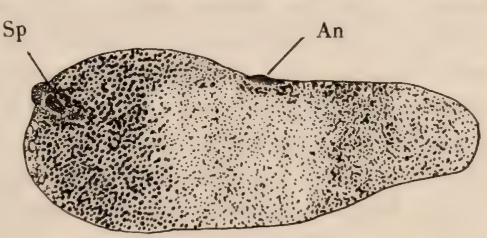


Abb. 2.

Zentrifugierter Keim vom Typus der Abb. 1 *b*) bei der Bildung des 2. Richtungskörpers. Die ursprüngliche Spindelansatzstelle (An) ist deutlich sichtbar. An der neuen Stelle bewirkt die Richtungsspindel (Sp) die Bildung eines typischen Richtungskörpers.

Die vorliegenden Versuche lassen erkennen, in Übereinstimmung mit den Beobachtungen an zentrifugierten Seeigelkeimen, dass die Rinde des Eies durch die Zentrifugierung nicht verändert wird. So liegt es nahe anzunehmen, dass die Rinde des frisch abgelegten Eies von *Tubifex* bereits im Bereich des animalen und des vegetativen Poles Areale mit besonderen Eigenschaften besitzt. Diese Areale sind imstande, das polplasmabildende Material anzuziehen. Da diese Eigenschaft in der Eirinde lokalisiert ist, wird sie durch die Zentrifugierung nicht verändert und nicht wesentlich verlagert. Man hätte nach dieser Annahme die ersten Andeutungen des Anlagenmusters im *Tubifex*-Ei in der Eirinde zu suchen. Diese Vorstellung ist verwandt den Anschauungen von Runnström und Lindahl über die morphogenetische Bedeutung der Rinde des Seeigeleies und denjenigen von Dalcq über die Rinde des Ascidieneies und von Dalcq und Pasteels über die Rinde des Amphibieneies.

Immerhin darf bei diesen Überlegungen das Plastingerüst des

Grundplasmas im Ei von *Tubifex* nicht völlig vernachlässigt werden. Es wird bei der Zentrifugierung nur wenig verlagert und könnte auch als Träger polarer Eigenschaften in Frage kommen. Doch zeigt dieses Grundplasma zu gewissen Zeiten so starke Fliessbewegungen, dass es als stabiler Träger der Polarität viel weniger gut gedacht werden kann als die Rinde des Eies.

Wie wirken sich nun die Materialverlagerungen auf den Ablauf der zweiten Reifungsteilung aus? Wird senkrecht zur Polaritätsachse zentrifugiert, so wird die Reifungsspindel bei 1700-facher Schwerkraft abgerissen und zentripetal in die Plasmazone verlagert. Kommt sie dort in die Nähe der Eirinde, so heftet sie sich an einer neuen Stelle an und schnürt nun hier einen Richtungskörper von normaler Grösse ab (Abb. 2). Die ursprüngliche Anheftungsstelle kann in dieser Phase noch erhalten sein. Dadurch wird einwandfrei bewiesen, dass sich der Richtungskörper an einer neuen Stelle bildet. Liegt dagegen die Spindel entfernt von der Eirinde, so teilt sie sich im Eiinneren und die Abschnürung eines Richtungskörpers unterbleibt. Ähnliches wurde auch an anderen Spiraliereiern beobachtet.

Aus diesen Befunden geht hervor, dass der Richtungskörper an jedem Punkt der Eioberfläche abgeschnürt werden kann und dass nicht etwa nur der animale Pol dafür präformiert ist. Umgekehrt scheint die Abschnürung des Richtungskörpers keinen Einfluss auf die morphogenetische Polarität des Eies zu haben, die, wie oben gezeigt wurde, durch die Zentrifugierung nicht verändert wird.

Tome 47, nº 9. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Beeinflussung der Umwandlungsgeschwindigkeit von *Salamandra salamandra* L.

(Thyroxineinwirkung und Injektion von thyreotropem Hypophysenvorderlappenhormon)

Vorl. Mitteilung

von

Paul GASCHE
(Basler Stiftung für experimentelle Zoologie).

Mit 3 Textabbildungen.

Durch die Analyse der Umwandlungsmerkmale von *Salamandra salamandra* L. und die daraus sich ergebende Festlegung von Umwandlungsstadien (Gasche 1939 [1]) ergab sich ein dankbares Arbeitsfeld für die Erforschung der Beeinflussbarkeit der Abbau- und Aufbauprozesse während der Metamorphose.

Bei Vergleich der Umwandlungen vieler Larven von *Salamandra salamandra* L. zeigte es sich, dass die 1. Häutung bei dieser Form ein morphologisch und zeitlich fassbares Umwandlungsmerkmal ist. Am Tage der 1. Häutung bezeichne ich eine Larve mit Stadium 0, einen Tag später mit Stadium +1, usw. Im Gegensatz dazu verwende ich negative Indizes bei Larven, die sich noch nicht gehäutet haben. Eine Larve ist z. B. in Stadium —5, wenn die erste Häutung nach 5 Tagen erfolgt, etc. Die verschiedenen so aufgestellten Stadien unterscheiden sich morphologisch mehr oder weniger voneinander. Von einem Stadium

[1] Gasche, P. *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von Salamandra salamandra L. mit besonderer Berücksichtigung der Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea).* Revue Suisse de Zoologie, tome 46, S. 403—548, 1939.

zum nächsten wird also im Normalfalle ein Tag gebraucht. Stadien nach Stadium 0 können infolge des „An Land Gehens“ der Larven nicht mehr eindeutig morphologisch unterschieden werden, so dass ich die Umwandlungsprozesse in den folgenden Untersuchungen bloss bis Stadium 0 verfolgte. Einzelne Stadien vor der 1. Häutung sind morphologisch mit ziemlicher Sicherheit festlegbar (z. B. Stadium —5, Stadium —8). Stadien vor —8 können nur annähernd bestimmt werden, da sich diese Tiere äusserlich bloss durch kleine Unterschiede im Ansatze des ventralen Flossensaumes an der Kloake unterscheiden. Bei einiger Übung ist der Fehler allerdings meistens bloss ca. ±1. Ca. 14 Tage vor der 1. Häutung ist die erste Veränderung an der Ansatzstelle des ventralen Flossensaumes an der Kloake sichtbar. Der Eintritt dieser geringen Veränderung gibt nicht immer Gewähr, dass das betreffende Tier nach der „vorgeschriebenen“ Zeit Stadium 0 erreicht.

Die Umwandlungsprozesse können auf den frühen Umwandlungsstadien (vor Stadium —7, —8) mitunter längere Zeit stehen bleiben. Erst wenn die Larven Stadium —6, —5 erreicht haben, geht die Umwandlung unweigerlich zu Ende. Es zeigte sich, dass bei Tieren, deren Umwandlung zum Stillstand kam, das zusätzliche Schilddrüsenhormon allein von den Epithelzellen geliefert wird (Gasche 1939, S. 535). Aus irgend einem Grunde wird das Lumenkolloid nicht entleert. Diese Feststellung könnte dafür sprechen, dass zur völligen Umwandlung ein bestimmter Schilddrüsenhormonspiegel erreicht werden muss. Ist der Hormonspiegel zu niedrig, so verändern sich bloss diejenigen Gewebeteile, für welche der Hormonspiegel die Reaktionsschwelle überschritten hat. Etliche Forscher sind überhaupt der Ansicht, dass die verschiedenen Territorien (Reaktionssysteme) für ihre Umwandlung verschiedene Schwellenwerte des Schilddrüsenhormones benötigen. Dadurch, dass während der Umwandlung der Schilddrüsenhormonspiegel allmählich steigt, laufen die Abbau- und Aufbauprozesse in — für die Umstellung „Wasser—Land“ — sinnvoller Weise ab! Dass dem nicht so ist, werde ich später zu beweisen versuchen. Das sinnvolle Ineinandergreifen der Abbau- und Aufbauprozesse beruht auf einem anderen Prinzip.

Als Præmetamorphoseperiode bezeichne ich das Umwandlungsintervall von Stadium —15 bis Stadium —5; die Præmetamorphose beträgt demnach ca. 10 Tage. Das Intervall der eigentlichen Umwandlung, Stadium —5 bis ca. Stadium +10 bezeichne ich mit Metamorphoseperiode.

In Abbildung 1 ist das Durchschreiten der Umwandlungsstadien graphisch dargestellt. Auf der Abszisse ist die Umwandlungszeit (Tage), und auf der Ordinate sind die Prämetamorphose- und Metamorphosestadien (bis Stadium 0) — negative Indizes — aufgetragen. Neben der „Normalumwandlungsgeraden" habe ich die von mir gelegentlich beobachteten extremen Abweichungen

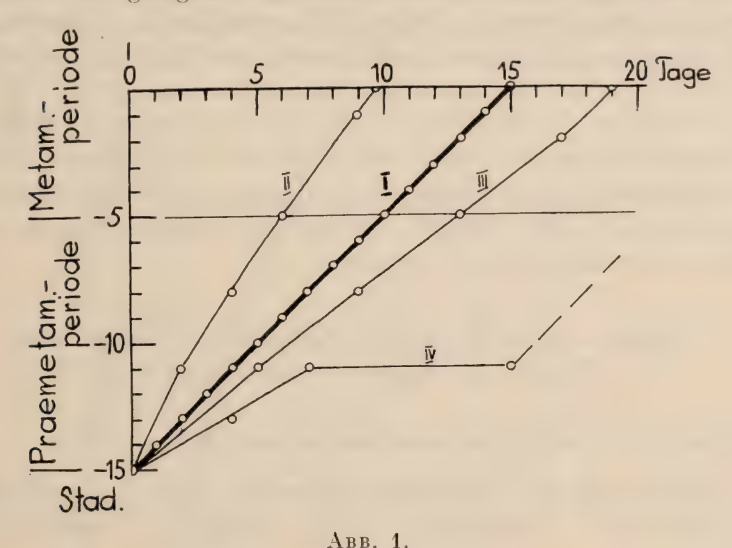


ABB. 1.

Graphische Darstellung des Durchschreitens der Umwandlungsstadien von *Salamandra salamandra* L. (300 ccm Wasser, Temp. ca. 20° C).

I. Normalumwandlung.
II. Extremste beschleunigte Umwandlung.
III. Verlangsamte Umwandlung.
IV. Stehenbleiben auf Præmetamorphosestadium.

aufgetragen. Speziell bei Zuchten während des Sommers kann es vorkommen, dass Stadium 0 (gerechnet vom ersten Auftreten äusserer Veränderungen) bereits nach ca. 10 Tagen erreicht wird. Die Verkürzung bezieht sich sowohl auf die Prämetamorphose- als auch auf die Metamorphosezeit. Im Gegensatz zu dieser Verkürzung kann aber auch mitunter eine Verlängerung festgestellt werden. Wie bereits erwähnt: gelegentliches Stehenbleiben der Umwandlung bei Tieren, die sich zwischen Stadium —15 und —7 befinden. Für das Metamorphoseintervall, Stadium —5 bis 0 (5 Tage) wurde von einzelnen Tieren 6 Tage gebraucht.

Bei Larven, die sich durch eine verkürzte Umwandlungszeit auszeichneten, fand ich meistens eine besonders aktive Schilddrüse. Es erscheint deshalb wahrscheinlich, dass die Verkürzung der Umwandlungsperiode durch vermehrte, und die Verlängerung derselben durch verminderte Schilddrüsenhormonausschüttung verursacht wird. Durch diese Befunde war es aussichtsreich, die Umwandlungsprozesse in ihrer Geschwindigkeit experimentell durch Thyroxin, Injektion von thyreotropem Hypophysenvorderlappenhormon, Teilexstirpation der Schilddrüse oder der Hypophyse zu beeinflussen. Die Möglichkeit, dass die verschiedenen Umwandlungsgeschwindigkeiten nicht ausschliesslich auf unterschiedliche Schilddrüsenhormonexkretion, sondern auch auf die verschiedene Empfindlichkeit der Gewebe zurückgeführt werden könnte, darf nicht ausser Acht gelassen werden.

A. *Injektion von Thyroxin in ausgewachsene Larven oder Beigabe von Thyroxin zum Wasser*[1].

Folgende Fragen sollen beantwortet werden:

1. Lassen sich die Umwandlungsprozesse durch Überdosierung mit Thyroxin — innerhalb gewisser Grenzen — beliebig beschleunigen ?

2. Wie wirkt sich der plötzlich maximal erhöhte Schilddrüsenhormonspiegel im Verhalten des Reaktionssystemes aus ? Bei der Annahme von verschiedenen Schwellenwerten für die einzelnen Territorien sollten die Resorptions- und Aufbauprozesse gleichzeitig einsetzen, was selbstverständlich eine völlig ungeordnete Umwandlung der Tiere zur Folge hätte.

Da bei der Injektionstechnik der Flossensaum öfters Verletzungen erleidet, so dass die Feststellung der erreichten Umwandlungsstadien schwierig ist, brachte ich meistens die Larven durch Beigeben verschiedener Thyroxindosen ins Wasser zur Umwandlung. Die Larven wurden stets in 300 ccm Wasser bei einer mittleren Temperatur von 20 Grad C gehalten. Jeden dritten Tag erneuerte

[1] Die Untersuchungen wurden mir ermöglicht durch die Unterstützung der Basler Stiftung für experimentelle Zoologie. Herrn Dr. R. Geigy-Schlumberger, sowie den Herren Prof. Dr. Ad. Portmann und Prof. Dr. R. Geigy sei herzlich gedankt.

ich das Wasser und gab von neuem die betreffende Thyroxindosis dazu. Hatten die Tiere ca. Stadium 0 erreicht, so wurden sie in thyroxinfreiem Wasser belassen, ansonst besonders bei hohen Thyroxindosen meistens der Tod der Larven eintrat. Auch bei der Normalumwandlung wird von Stadium +1/+2 an bedeutend weniger Schilddrüsenkolloid an die Blutbahn abgegeben. Ich variierte die Dosen in umfangreichen Versuchen von ½ gamma bis 1000 gamma (bei den kleinen Dosen wurden schilddrüsenlose

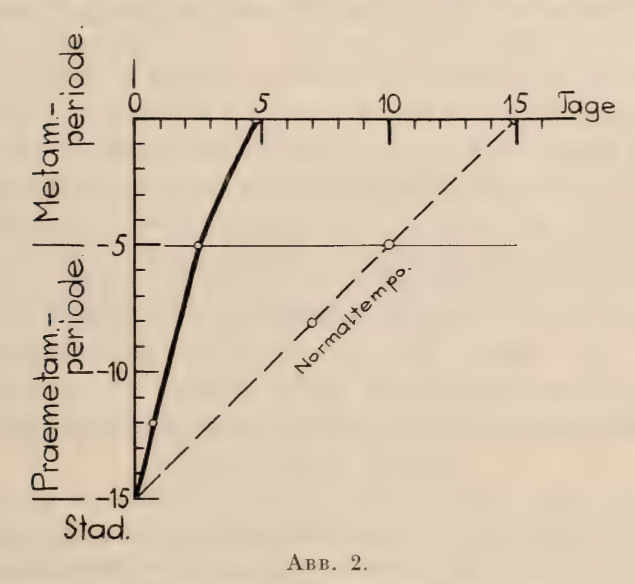


Abb. 2.

Graphische Darstellung des Durchschreitens der Umwandlungsstadien einer ausgewachsenen Larve von *Salamandra salamandra* L. bei grosser Thyroxinbeigabe (1 mg Thyroxin in 300 ccm Wasser von ca. 20° C). Schnellste beobachtete — durch Thyroxin hervorgerufene — Umwandlungsgeschwindigkeit.

Larven verwendet). Mit 200 gamma bis 1000 gamma liess sich die Umwandlungsgeschwindigkeit nur noch wenig beschleunigen (innerhalb von Stunden).

Abbildung 2 zeigt graphisch die maximale Geschwindigkeit im Durchschreiten der Umwandlungsstadien, wie sie mit 1000 gamma Thyroxin erreicht wird. Zum Vergleich ist auch das Normalumwandlungstempo aufgetragen. Wir sehen, dass die Praemetamorphose von 10 Tagen auf 2½ Tage verkürzt ist (Ver-

kürzung 7½ Tage), und dass die Metamorphoseperiode von Stadium —5 bis 0 (5 Tage) in ca. 2 bis 2½ Tagen zurückgelegt wird (Verkürzung 2½—3 Tage). Die Beschleunigung im Durchschreiten der Praemetamorphosestadien — verglichen mit der Normalumwandlung — ist also bedeutend grösser als dies für die Metamorphosestadien der Fall ist. Dies ist allein darauf zurückzuführen, dass sich die Praemetamorphosestadien infolge der erst geringen Schilddrüsenhormonabgabe in dieser Periode morphologisch bloss wenig unterscheiden. Mit anderen Worten, die Praemetamorphosestadien entsprechen einem kleinen, die Metamorphosestadien einem bereits hohen Schilddrüsenhormongehalt des Blutes. Wird nun der Hormonspiegel plötzlich vor der Umwandlung künstlich auf einen hohen Stand gebracht, dann ist die Hormonerhöhung für die Praemetamorphosestadien grösser als für die Metamorphosestadien, und die grössere Beschleunigung im Durchschreiten der Praemetamorphosestadien ist verständlich. Dieses Verhalten kommt in der Umwandlungskurve zum Ausdruck (Abbiegung auf ca. Stadium —6 / —5). An thyreoidektomierten Larven ist es mir gelungen, das Tempo des Durchschreitens der Umwandlungsstadien mit genügend kleinen Dosen beliebig zu verlangsamen. Über diese Versuche soll an anderer Stelle ausführlich berichtet werden.

Auch mit sehr hohen Dosen (500 bis 1000 gamma in 300 ccm Wasser) von Thyroxin verlief die Umwandlung der ausgewachsenen Larven weitgehend harmonisch. Die verschiedenen Territorien beginnen nicht gleichzeitig mit den Abbau- oder Aufbauprozessen. Diese und andere Versuche legen nahe, dass für das frühe oder späte Eintreten gewisser Gewebe in die Metamorphose nicht die unterschiedlichen Schwellenwerte, sondern die verschiedenen Einwirkungszeiten des Schilddrüsenhormons auf die einzelnen Gewebe — bis die Resorptions- oder Aufbauprozesse in Gang kommen — verantwortlich sind. Nicht nur bis zum Beginn der Aufbau- und Abbauprozesse, sondern bis zu ganz bestimmten Phasen des Abbaues und Aufbaues muss das Schilddrüsenhormon auf die Gewebe einwirken, ansonst die Um-

wandlungsprozesse zum Stillstand kommen. Durch totale Schilddrüsenentfernung in bestimmten Umwandlungsmomenten — völlige Unterbindung der Schilddrüsenhormonzufuhr — gelang es mir, die Umwandlungsprozesse zu beliebigen Zeitpunkten zum Stillstande zu bringen. Die Einwirkungszeiten (Latenzzeiten) können durch entsprechende Hormondosen verlängert oder verkürzt werden. Der Verkürzungsfaktor bzw. der Verlängerungsfaktor ist für die verschiedenen Territorien ausgewachsener Larven gleich, so dass eine harmonische Umwandlung bei Schwankungen des Schilddrüsenhormonspiegels innerhalb gewisser Grenzen gewährleistet ist. Die Schilddrüsenhormonkonzentration im Blut muss allerdings einen bestimmten Wert überschreiten, damit das oben dargelegte gilt. Es ist nicht wahrscheinlich, dass die verschiedenen Territorien gleiche Schwellenwerte besitzen. Aus meinen Experimenten zu schliessen, liegen aber diese Schwellenwerte nahe beieinander.

B. *Injektion von thyreotropem Hypophysenvorderlappen-Hormon in ausgewachsene Larven* [1].

Die histologische Untersuchung der Schilddrüsen während der Umwandlung zeigte, dass häufig bloss ca. $^1/_2$—$^2/_3$ des gespeicherten Kolloides an die Blutbahn abgegeben wird. Das thyreotrope Hormon vermag nun innerhalb kürzester Zeit fast sämtliches Lumenkolloid zu entleeren und den Schilddrüsenhormonspiegel auf den physiologisch maximalen Stand zu bringen.

Abbildung 3 zeigt das Tempo des Durchschreitens der Umwandlungsstadien, wenn in 3-tägigem Abstande je 0,05 ccm (= 10 Meerschweincheneinheiten) injiziert werden. Nach einer bestimmten Latenzzeit (im vorliegenden Falle nach 2 Tagen) beginnen sich die Larven beschleunigt umzuwandeln. Wir sehen, dass die Praemetamorphosestadien schneller als die Metamorphose-

[1] Das Thyroxin wurde von der Firma Hoffmann-La Roche & Co. in Basel und das thyreotrope Hypophysenvorderlappenhormon von der Firma Schering A.-G. in Berlin bereitwilligst zur Verfügung gestellt.

stadien durchschritten werden, wie wir es ähnlich bei der Hervorrufung der Umwandlung mit hohen Thyroxindosen feststellen konnten. Da der Schilddrüsenhormonspiegel nicht plötzlich — wie dies bei künstlicher Thyroxinzufuhr der Fall ist — erhöht werden kann, ist die Praemetamorphosezeit nicht so stark verkürzt, wie es der Beschleunigung der Metamorphose (Thyroxinversuche) entsprechen würde.

Interessant ist die Feststellung, dass die Schilddrüse zur Zeit der Umwandlung genügend Schilddrüsenhormon enthält, um die

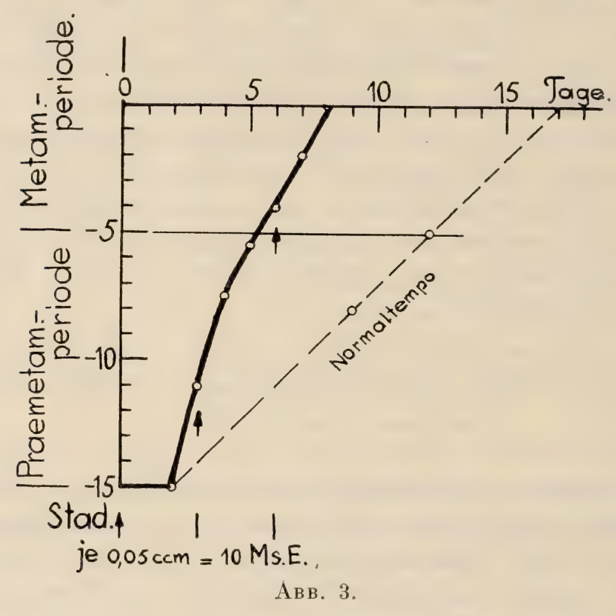


Abb. 3.

Graphische Darstellung des Durchschreitens der Umwandlungsstadien einer ausgewachsenen Larve von *Salamandra salamandra* L., wenn 3 mal in 3tägigem Abstande 0,05 ccm (= 10 Ms. E.) thyreotropes Hypophysenvorderlappen-Hormon injiziert wird. Schnellste beobachtete Umwandlungsgeschwindigkeit, hervorgerufen durch das eigene Schilddrüsenhormon. Nach 2 Tagen Latenzzeit beginnt die Umwandlung.

Umwandlungsperiode (Stadium —15 bis Stadium 0) auf 6 Tage zu verkürzen, und dass also bei genügend schneller Entleerung des Kolloides fast die obere Grenze der Umwandlungsbeschleunigung erreicht werden kann. Es ist wahrscheinlich, dass das injizierte thryeotrope Hypophysenvorderlappen-Hormon nicht bloss auf die Schilddrüse einwirkt, sondern gleichzeitig die Gewebe für

die Wirkung des Schilddrüsenhormones sensibilisiert. Die erzielte Umwandlungsgeschwindigkeit ist also eigentlich das Ergebnis vermehrter Schilddrüsenhormonabgabe und wahrscheinlich der besseren Reaktionsfähigkeit der Gewebe. Bei der Kenntnis dieser Verhältnisse scheint es erstaunlich, dass bei der normalen Umwandlung der Larven Abweichungen vom beschriebenen Umwandlungstempo (Praemetarmophose: 10 Tage, Metamorphoseintervall Stadium —5 bis Stadium 0: 5 Tage) nicht häufiger vorkommen. Dies kann nur erklärt werden, indem angenommen wird, dass die Steigerung der Abgabe von thyreotropem Hormon aus der Hypophyse ganz allmählich unter Einhaltung bestimmter Zeiten und Dosen vor sich geht.

Zusammenfassung.

1. Durch Einwirkung von Thyroxin wie auch durch Injektion von thyreotropem Hypophysenvorderlappen-Hormon kann die Geschwindigkeit der Abbau- und Aufbauprozesse von *Salamandra salamandra* L. während der Umwandlung innerhalb bestimmter Grenzen beliebig verlangsamt oder beschleunigt werden.

2. Die experimentellen Befunde legen nahe, dass für das frühe oder späte Eintreten gewisser Gewebe in die Metamorphose nicht die unterschiedlichen Schwellenwerte für das Schilddrüsenhormon, sondern die verschiedenen Einwirkungszeiten des Schilddrüsenhormons auf die einzelnen Gewebe — bis die Resorptions- oder Aufbauprozesse in Gang kommen — verantwortlich sind.

3. Die Einwirkungszeiten (Latenzzeiten) können durch entsprechende Hormondosen verlängert oder verkürzt werden. Der Verkürzungs- bezw. der Verlängerungsfaktor ist für die verschiedenen Territorien ausgewachsener Larven — innerhalb bestimmter Thyroxingrenzen — gleich, so dass eine harmonische Umwandlung auch bei Schwankungen des Schilddrüsenhormonspiegels gewährleistet ist.

4. Nicht nur bis zu Beginn der Aufbau- und Abbauprozesse, sondern bis zu ganz bestimmten Phasen des Aufbaues und Abbaues muss das Schilddrüsenhormon auf die Gewebe einwirken.

5. Auf Grund der Injektionsversuche mit thyreotropem Hypophysenvorderlappenhormon kann geschlossen werden, auf welche Art und Weise die Hypophyse vor und während der Normalumwandlung das thyreotrope Hormon abgibt. Die Steigerung der Abgabe von thyreotropem Hormon aus der Hypophyse geht ganz allmählich (Tage) unter Einhaltung bestimmter Zeiten und Dosen vor sich.

Tome 47, nº 10. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Schnürungsversuche an Larven von *Sialis lutaria* L.[1]

von

R. GEIGY und W. OCHSÉ

(Basel).

Durch Einbringen überwinternder zweitjähriger *Sialis*-Larven aus dem Litoral des Sempachersees in Zimmertemperatur kann bei diesen Tieren die Metamorphose vorzeitig provoziert werden. Unter Ausnützung dieses Umstandes sind im Verlauf des Winters 1939/40 zahlreiche Schnürungen an Larven vor und kurz nach Beginn der Verwandlung durchgeführt worden und zwar in einer I. Serie Schnürungen zwischen Kopf und Thorax, in einer II. Serie Schnürungen zwischen Abdominalsegment 2 und 3, in einer III. Serie Schnürungen zwischen Metathorax und Abdominalsegment 1.

Die Resultate können folgendermassen zusammengefasst werden: Etwa 5 Tage vor Metamorphose-Beginn wird im Körper der *Sialis*-Larve eine Emissionszone aktiv und gibt einen Wirkstoff ab, der für die Verwandlung der Larve zur Puppe notwendig ist. Die Emission dieses Stoffes hat im Gefolge: Die Loslösung der Epidermis vom Larvenpanzer, den autolytischen Abbau larvaler Organe und wahrscheinlich auch den Aufbau der pupalen. Es scheint sich also um einen die Verpuppung ganz allgemein fördernden Stoff zu handeln.

Was die Wirkungsdauer des besagten Stoffes anbelangt, so scheint es, dass er nicht nur die Aufgabe hat, den ersten Anstoss

[1] Eine ausführlichere Darstellung der Ergebnisse wird im nächsten Heft der Revue Suisse de Zoologie erscheinen unter dem Titel: *Versuche über die inneren Faktoren der Verpuppung bei Sialis lutaria L.*

zur Metamorphose zu geben, sondern dass er während Tagen aktiv sein muss, wenn die Verpuppung zu Ende geführt werden soll. Wird die Einwirkung frühzeitg unterbunden, so entstehen Teilverpuppungen.

Eine genaue Lokalisierunig der Emissionszone ist noch nicht möglich, doch deuten vor allem die Resultate der Serie III darauf hin, dass sie etwa im Metathorax und im ersten Abdominalsegment zu suchen sein wird.

Tome 47, nº 11. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Über die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln

von

Adolf PORTMANN und Ernst SUTTER

(Zoologische Anstalt der Universität Basel).

Mit 2 Textabbildungen.

In früheren Untersuchungen wurde der auffällige Gegensatz der gesamten Ontogenese von Hühnern und Sperlingsvögeln in grossen Zügen dargelegt (Portmann 1938). Die damals gewonnenen Ergebnisse verlangen eine genaue Analyse des Wachstums und der Differenzierung der einzelnen Organe; in erster Linie auch eine solche des Gehirns.

Die Bedeutung dieser Analyse geht aus dem Unterschied der Gehirnstruktur in den beiden erwähnten Gruppen hervor. Schon die Gewichtsanalyse ist sehr aufschlussreich. Wir haben uns bemüht, das bestehende, noch immer sehr spärliche Material an Gehirnuntersuchungen zu erweitern und dabei für beide Vogelgruppen Vertreter von sehr verschiedener Körpergrösse zu berücksichtigen. Besonders wichtig erschien uns die Trennung des Gehirns in Hemisphären und Hirnrest, den wir im folgenden kurz als „Stamm" bezeichnen. Der Bau der Hemisphären bestimmt in hohem Masse die Mannigfaltigkeit der Verhaltensweisen eines Vogels in seiner Umwelt; es darf darum der Massenanteil der Hemisphären am Gesamtgehirn als ein annäherndes Mass der Entwicklungshöhe dieses Organs benützt werden. Schon Bumm (1883) sowie Lapicque und Girard (1906) haben die Bedeutung der gesonderten Berücksichtigung dieses Hirnteils erkannt.

Tabelle 1.

Art	Körpergewicht	Hirngewicht (frisch)			Hirn in % des Körpergewichts	Relation Hemisph. zu Stamm (Stamm = 1)	Ceph.-Faktor n. Dubois K × 100
		Total	Hemisph.	Stamm			
	g	g	g	g	%		
Hühnervögel:							
Pfau ♀	1954	5.175	3.10	2.075	0.26	1.49 : 1	7.6
Ringfasan ♀	1327	3.790	2.14	1.65	0.28	1.29 : 1	6.7
Rebhuhn ♂	341	1.750	0.95	0.80	0.51	1.18 : 1	6.6
Wachtel ♂ u. ♀	97.3	0.810	0.42	0.39	0.71	1.07 : 1	6.2
Sperlingsvögel:							
Kolkrabe ♂	1303	15.94	12.83	3.11	1.22	4.12 : 1	28.7
Rabenkrähe ♂♀	466	8.61	6.65	1.96	1.84	3.45 : 1	27.5
Star ♂ ♀	81	1.86	1.295	0.565	2.31	2.26 : 1	16.3
Zaunkönig ♂	10	0.49	0.30	0.19	4.97	1.54 : 1	13.5

Die Tabelle 1 zeigt am Beispiel von je 4 Vertretern die Gewichtsverhältnisse beim Gehirn des Erwachsenen. Die Zahlen illustrieren das allgemein bekannte Gesetz der zunehmenden relativen Hirngrösse mit abnehmender Körpergrösse; wichtiger ist indessen, dass sie neue, umfangreichere Belege bieten für das bereits von Lapicque und Girard ermittelte Gesetz, wonach innerhalb jeder Verwandtschaftsgruppe bei Vögeln mit steigender Körpergrösse der Anteil der Hemisphären am gesamten Gehirn zunimmt. Die Übersicht zeigt aber auch, dass trotz dieser Begünstigung der grösseren Formen selbst die grössten Hühnervögel nicht einmal den Hemisphärenanteil der kleinsten Sperlingsvögel erreichen, eine Tatsache, die deutlich die hohe Telencephalisation der Singvögel bezeugt.

Auch diese Erscheinung war bereits bekannt (Bumm 1883); aber sie erfährt erst durch die hier vorgenommene Gegenüberstellung der Hemisphärenanteile gleich schwerer Formen der zwei Gruppen ihre eindrücklichste Illustration. Wir fügen in unserer Tabelle noch die nach E. Dubois (1897) berechneten Cephalisationsfaktoren bei, die das für Vögel von Lapicque und Girard (1906) und Lapicque (1909) gesammelte Material ergänzen.

Das postembryonale Wachstum des Vogelhirns ist nie genauer untersucht worden. Abgesehen von den summarischen Angaben von Latimer (1924) für Leghornhühner gibt es keine Zahlen über diesen wichtigen Vorgang in der Vogelentwicklung. Wir geben

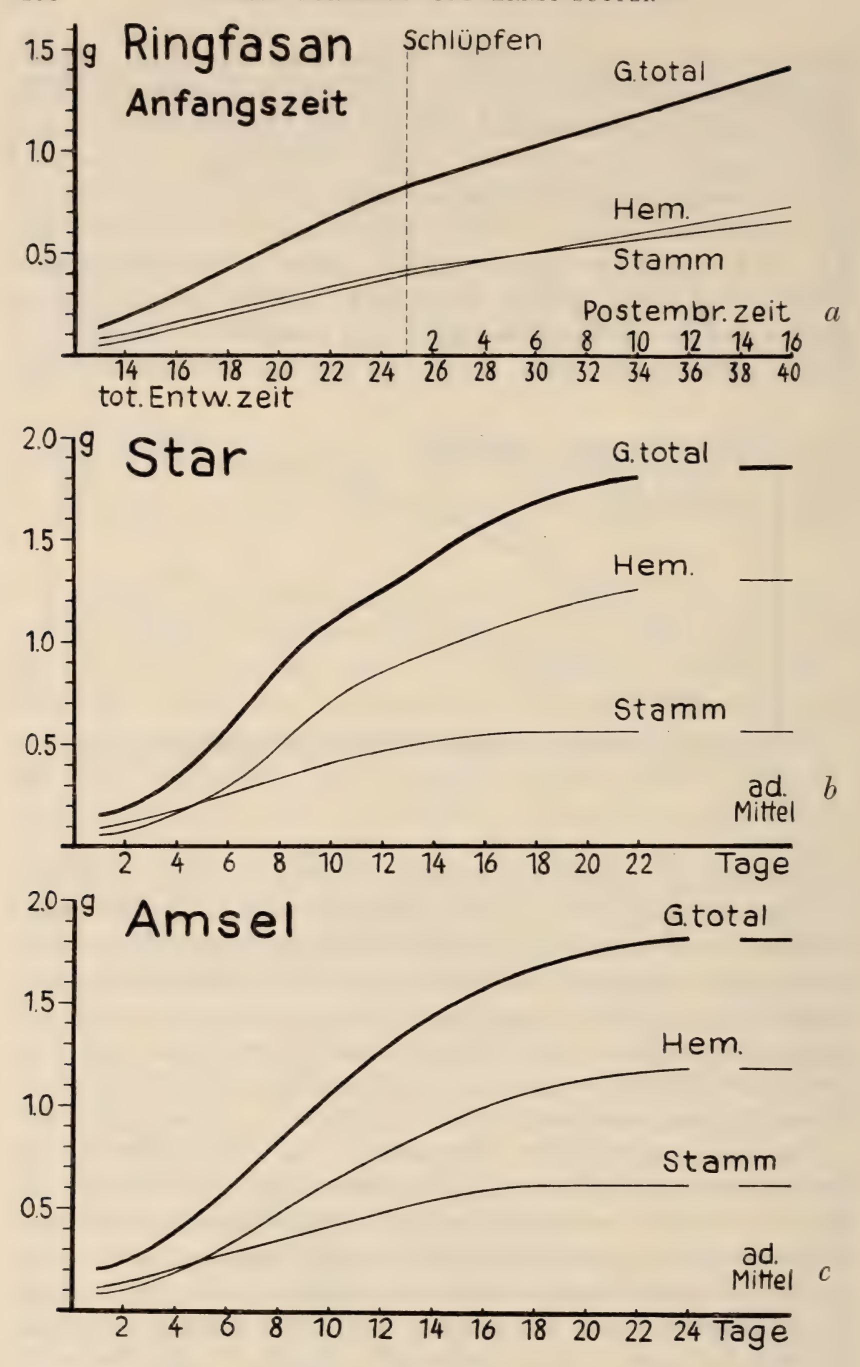
hier die Gewichtsentwicklung des Gehirns beim Ringfasan (*Phasianus colchicus torquatus* Gm.), beim Staren (*Sturnus vulgaris* L.) und bei der Amsel (*Turdus merula* L.) im Kurvenbilde wieder (Abb. 1, 2). Der Verlauf der Kurven des Totalgewichtes zeigt den raschen Gewichtsanstieg bei Singvögeln gegenüber dem langsamen Wachstum der Hühner (was vor allem deutlich aus dem Vergleich der Kurven 2 *a*, *b*, *c* hervorgeht, die den gleichen Zeitabschnitt darstellen). Das Gehirngewicht der beiden Singvögel hat um den 20. Tag bereits die Grössenordnung des erwachsenen Organs erreicht, während dies beim Fasan erst um den 100. Tag eintritt.



Abb. 1.

Dass es sich bei diesem raschen Wachstum des Gehirns von Staren und Amseln nicht etwa um eine Eigenart kleiner Vögel handelt, sondern um ein typisches Merkmal der systematischen Vogelgruppe, zeigt klar der Vergleich von Fasan und Rabenkrähe. Zwar besitzen wir nicht die genügende Zahl von Analysen, um die gesamte Entwicklung der Krähengehirns darzustellen, aber die vorhandenen Werte genügen vollständig, um den Gruppengegensatz in der Wachstumsgeschwindigkeit hervortreten zu lassen (Tab. 2).

Aber den wesentlichsten Gegensatz in der Gehirnentwicklung der zwei Gruppen deckt erst die gesonderte Analyse des Wachstums von Hemisphären und Stamm auf. Alle untersuchten Arten zeigen in der frühesten Entwicklungsperiode ein Überwiegen des Hirnstamms über die Masse der Hemisphären. Vom Moment an, wo die Hemisphären das Übergewicht über den Stamm erreichen, wachsen die beiden Teile bei den Hühnervögeln in sehr ähnlicher



Ringfasan
Anfangszeit
Schlüpfen
G.total
Hem.
Stamm
Postembr. zeit
a
2 4 6 8 10 12 14 16
14 16 18 20 22 24 26 28 30 32 34 36 38 40
tot. Entw. zeit
1.5 g
1.0
0.5
Star
G.total
Hem.
Stamm
ad. Mittel
b
2.0 g
1.5
1.0
0.5
2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22 Tage
Amsel
G.total
Hem.
Stamm
ad. Mittel
c
2.0 g
1.5
1.0
0.5
2 4 6 8 10 12 14 16 18 20 22 24 Tage

ABB. 2.

TABELLE 2.

Rabenkrähe				Ringfasan			
	Gehirn Total	Hem.	Stamm		Gehirn Total	Hem.	Stamm
Schlüpftag .	0.403	0.197	0.206	Schlüpftag .	0.83	0.40	0.43
ca. 23. Tag .	6.85	5.24	1.725	25. Tag. . .	1.84	0.965	0.875
ca. 30. Tag .	7.56	5.84	1.86	47. Tag. . .	2.675	1.465	1.21
Adult (Mittel)	8.61	6.65	1.96	Adult (Mittel)	3.79	2.14	1.65

Weise weiter. Beim Singvogel dagegen überflügeln die Hemisphären den Stamm ganz auffällig. Mengenmässig darf die Substanz des Stamms beim Staren etwa am 16. Tag der postembryonalen Zeit als fertig aufgebaut betrachtet werden; die Hemisphären dagegen erreichen erst vom 20. Tag an die Werte des erwachsenen Tiers.

Der Unterschied in der quantitativen und qualitativen Entwicklung des Hirnstamms bei den beiden untersuchten Gruppen darf sicher nicht unterschätzt werden; doch ist der Gegensatz in Struktur und Entwicklungsart der Hemisphären bei Hühnern und Singvögeln sehr viel bedeutungsvoller. Wir dürfen annehmen, dass die Verhaltensweise des erwachsenen Vogels erst dann möglich ist, wenn die Hirnteile annähernd die Proportionen des adulten Zustandes erreicht haben. Dies ist beim Hühnervogel relativ früh verwirklicht; schon wenige Tage nach dem Schlüpfen zeigen die Hirnteile ungefähr die Verhältnisse der Erwachsenen. Dem entspricht, dass schon früh in der postembryonalen Entwicklung die Bewegungsart und das Sinnesleben dem Verhalten der Eltern gleichen und dass ganz allmählich, ohne auffällige Veränderungen, die Lebensart der Altvögel erreicht wird. Bei Grossfusshühnern *(Megapodidae)* ist das Extrem dieses Typus verwirklicht, indem das Jungtier am 1. Tag seines freien Lebens bereits völlig selbständig ist.

Sperlingsvögel zeigen dagegen ganz andere Verhältnisse. Der Endzustand ihrer umfangreichen und komplizierten Hemisphären-

struktur ist qualitativ so sehr vom Zustand im Schlüpfmoment verschieden, dass der Jungvogel während der Aufbauperiode kein verkleinertes Abbild der Alttiere ist, sondern als unselbständige Zwischenform existieren muss. Diese Zwischenzeit ist durch transitorische Instinkte und Organe des Jungvogels und durch entsprechende kompensatorische Instinkte der Eltern charakterisiert.

Wir suchen in Tabelle 3 nach einem quantitativen Ausdruck für das postembryonale Wachstum der Hemisphären und des Stamms bei den zwei von uns näher untersuchten Gruppen. Zu diesem Zwecke setzen wir das Gewicht der Hemisphäre resp. des Stamms am Schlüpftag als Einheit und bestimmen durch Vergleich mit dem Endzustand die relative Gewichtszunahme. Unsere Zahlen zeigen auf den ersten Blick das geringe Ausmass der Wachstumsprozesse beim Fasan und die weitgehende Ähnlichkeit der Vorgänge

Tabelle 3.

Art	Schlüpftag			Adult			Relation Schlüpftag: Adult 1: ×		
	Total	Hem.	Stamm	Total	Hem.	Stamm	Total	Hem.	Stamm
Blaumeise	0.06	0.026	0.033	0.55	0.385	0.165	1 : 9.2	1 : 14.8	1 : 5.0
Buchfink .	0.11	0.043	0.067	0.73	0.48	0.25	6.6	11.1	3.7
Hausspatz	0.086	0.036	0.050	0.89	0.605	0.285	10.3	16.8	5.7
Star . . .	0.15	0.065	0.085	1.86	1.295	0.565	12.4	19.9	6.6
Amsel . .	0.20 *0.022*	0.090 *0.009*	0.110 *0.013*	1.82 *0.40*	1.20 *0.25*	0.62 *0.15*	9.1 *18.2*	13.3 *27.8*	5.6 *11.5*
Raben-krähe .	0.40 *0.04*	0.195 *0.018*	0.205 *0.022*	8.61 *1.79*	6.65 *1.33*	1.96 *0.46*	21.5 *44.7*	34.1 *73.8*	9.6 *20.9*
Ringfasan	0.83 *0.127*	0.400 *0.06*	0.430 *0.067*	3.79 *0.79*	2.14 *0.41*	1.65 *0.38*	4.6 *6.2*	5.3 *6.8*	3.8 *5.7*

Die kursiv gedruckten Zahlen geben Trockengewichte an.

in Hemisphären und Stamm bei den Hühnern. Ferner zeigt sich klar, dass das Wachstum des Stamms bei den beiden Vogelgruppen wohl verschieden ist, aber doch lange nicht so extrem abweichend verläuft wie das der Hemisphären von Singvögeln und Hühnern. Der Vergleich der Zunahme des Trockengewichts bei Fasan, Amsel und Rabenkrähe zeigt besonders auffällig den grossen Abstand, der die Hemisphären der Singvögel am Schlüpftag vom Zustand des fertig gebildeten Gehirns trennt. Wie wichtig die Analyse von funktionell verschiedenwertigen Hirnteilen ist, zeigt der Vergleich unserer Wachstumswerte für Stamm und Hemisphären mit den Zahlen, die für das Gehirn als Ganzes errechnet worden sind. Wir fügen diese Werte in Tabelle 3 nur bei, um darauf hinzuweisen, wie wenig sie, verglichen mit denen für die Hirnteile, aussagen können.

Die verschiedenen Werte für das Wachstum der Hemisphären der Singvögel stehen in einem interessanten Zusammenhang mit der dem Ornithologen längst vertrauten Tatsache der sehr verschiedenen aber arttypischen Dauer der sog. Nestzeit. Diese Nestzeit ist ja nicht in allen Fällen mit der Zeit identisch, die zum Erreichen der Flugfähigkeit notwendig ist. Bei vielen Arten verlassen die Jungen das Nest sehr viel früher. Die Analyse des Gehirnwachstums bringt diese Verschiedenheit der Nestzeiten dem Verständnis um einen Schritt näher.

TABELLE 4.

	Buchfink	Amsel	Blaumeise	Hausspatz	Star	Rabenkrähe
Hem.-Wachstum .	11.1	13.3	14.8	16.8	19.9	34.1
Nestzeit: NIETHAMMER. .	Tage: 13-14	13-14	17-18 (20)	17	18-22	31-32
WITHERBY. . .	13-14	(12) 13-14-15	15-21	15	20-22	30-35

In Tabelle 4 sind die Singvögel der Tabelle 3 nach steigendem Wachstumsausmass der Hemisphären angeordnet. Fügen wir in derselben Reihenfolge die Nestzeiten dieser Arten an, wie sie in

den Handbüchern von WITHERBY und NIETHAMMER zu finden sind, so ergibt sich eine sehr auffällige Übereinstimmung der verschiedenen Reihen. Der Vergleich der Wachstumskurven der Hemisphären bei der Amsel mit der Nestzeit zeigt, dass das Wachstum am 13. oder 14. Tag, wenn die junge Amsel das Nest verlässt, noch nicht abgeschlossen ist. Wir dürfen also aus unserer Übersicht nicht etwa den Schluss ziehen, dass die Singvögel das Nest verlassen, sobald das Hemisphärenwachstum abgeschlossen ist. Eine solche Folgerung trifft zwar in einzelnen Fällen (Star, Rabenkrähe) das Richtige, gilt dagegen gar nicht für die Arten, die das Nest frühzeitig verlassen. Soweit unsere Zahlen schon jetzt eine Verallgemeinerung zulassen, wollen wir lediglich feststellen, dass die Singvögel mit der kürzesten Nestzeit die geringsten Werte für das Hemisphärenwachstum zeigen und dass die Dauer der Nestzeiten bei den Singvögeln den Wachstumswerten der Hemisphären des Gehirns proportional sind. Weitere Schlüsse wären verfrüht; doch dürfen wir die Gewissheit aussprechen, dass die vertiefte Untersuchung des Gehirnwachstums neue Einblicke in die Besonderheiten der Postembryonalzeit der Singvögel bringen wird.

ZITIERTE LITERATUR.

1883. BUMM, A. *Das Grosshirn der Vögel.* Z. f. wiss. Zool., 38.

1897. DUBOIS, E. *Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères.* Bull. Soc. Anthropol. Paris, 4. Ser., 8.

1923. LATIMER, H. B. *Postnatal growth of the body, systems and organs of the single comb White Leghorn Chicken.* J. of Agric. Res., 29.

1906. LAPICQUE, L. et GIRARD, P. *Poids des diverses parties de l'encéphale chez les oiseaux.* C.R. Soc. Biol. Paris, 58, II.

1909. LAPICQUE, L. *Le poids de l'encéphale dans les différents groupes d'oiseaux.* Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 15.

1938. PORTMANN, A. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*, I. Rev. Suisse Zool., 45.

Tome 47, nº 12. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Zur Frage der Pigmentmusterbildung bei Urodelen

(Transplantationen von *Amblystoma mexicanum* auf *Triton palmatus*)

von

S. ROSIN

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern). [1]

Mit 4 Textabbildungen.

Einleitung.

Triton palmatus zeigt in jungen Larvenstadien (Glaesner Stadien 29—42) eine charakteristische Pigmentmusterbildung. Die Melanophoren bedecken den Rücken und bilden an den Seiten, gerade auf der Dottergrenze, je einen Längsstreifen. Das Gebiet der Muskulatur ist pigmentfrei. Im Kopf spaltet sich der einheitliche Rückenstreifen in zwei getrennte, bis vor die Augen reichende Linien auf.

Dem gegenüber zeigt der schwarze Axolotl, *Amblystoma mexicanum*, in ähnlichen Altersstadien eine stärker diffuse Pigmentverteilung, die sich im Rumpf über den Rücken und die ganzen Seiten erstreckt. Dagegen ballt sich das dorsale Pigment zu vier bis sechs Querbinden zusammen. Kopf und Schwanz sind gleichmässig pigmentiert.

Es fragt sich nun, was für Faktoren die jeweilige Musterbildung

[1] Mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Bernischen Hochschule, für deren Förderung der herzlichste Dank ausgesprochen sei.

bedingen. Liegen sie in den Pigmentzellen selbst, oder in der Umgebung ? Einen Weg, diese Frage zu klären, bietet die Herstellung von Keimen mit Transplantaten aus andern Arten. Es ist dann näher zu untersuchen, wie sich die Pigmentzellen verhalten, wenn sie sich in einer andern Art entwickeln.

Fig. 1.
Junge dermale Melanophoren von *T. palm.* (p.M.) und Axolotl (Ax.M.) in *Triton palmatus.*

Die Neuralleiste, die aus den beiden Medullarwülsten der Neurula entsteht, liefert sämtliche Pigmentzellen des Tieres, was von Du Shane (1935) und Harrison (1938) durch Extirpation bewiesen wurde. Die Pigmentzellen wandern — zunächst unpigmentiert („Propigmentzellen") oder nur ganz schwach pigmentiert — in die verschiedenen Körperbezirke aus und bilden nach zwei bis drei Tagen dunkles Pigment. Damit entsteht ein sichtbares Melanophorenmuster. Pigmentfreie Zonen können auf zwei Arten entstehen: Entweder wird das betreffende Gebiet nicht mit Pigmentzellen besetzt, oder diese sind wohl vorhanden, werden aber nicht ausgefärbt.

Twitty (1936) hat mit drei amerikanischen *Triturus*-Arten, die verschiedene Larvenpigmentierung aufweisen, umfangreiche Ver-

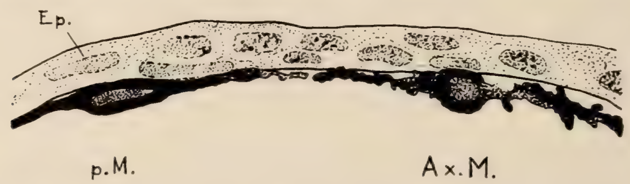


Fig. 2.
Dermale Melanophore von *Triton* (p.M.) und Axolotl (Ax.M.), die der zweischichtigen Epidermis (Ep.) von *Triton* anliegen.

suche durchgeführt. Zunächst hat er gezeigt, dass bei allen drei Arten neben der Epidermis auch Neuralrohr und Muskulatur anwesend sein müssen, damit das charakteristische Pigmentmuster gebildet wird. Wenn aber das Pigmentzellenmaterial, also Neuralleiste, der einen Art auf die andere Art transplantiert wird, so

verhalten sich diese implantierten Pigmentzellen (mit geringen Abweichungen) herkunftsgemäss, das heisst, sie bilden dasjenige Muster, das sie an ihrem ursprünglichen Ort in der Spenderart auch gebildet hätten. Die Umgebung der Pigmentzellen, Epidermis, Neuralrohr, Muskulatur, die für die Pigmentmusterbildung nötig ist, hat demnach an den Artdifferenzen keinen Anteil. Sie ist offenbar im Bereiche dieser drei Arten gleich. Die Artunterschiede sind nur durch Faktoren bedingt, die in den Pigmentzellen selbst liegen.

Ein anderes Bild ergeben Transplantationen von *Amblystoma* auf *Triton palmatus*.

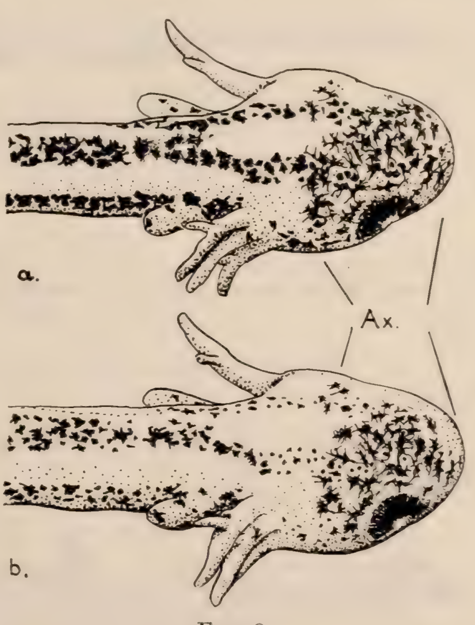


Fig. 3.

T. palm. mit Axolotl-Implantat im Kopf (Ax.). *a*) nach langer Belichtung; *b*) nach 2 Stunden dunkel (p.M. im Kopf stark kontrahiert).

Versuche.

In frühen Neurulastadien (Glaesner-Stadium 13—16) wurde präsumptives Neuralleistenmaterial von Axolotl ortsgemäss auf eine Seite von *Triton palmatus* transplantiert. Die Ganglienleiste des operierten Tieres bestand an dieser Stelle also zur Hälfte aus Triton- und zur andern Hälfte aus Axolotl-Material.

Artunterschiede der Melanophoren.

Die Propigmentzellen beider Arten wanderten z. T. auf die Gegenseite, so dass beide Seiten gemischt pigmentiert wurden. Die Melanophoren von *Triton palmatus* (p. M.) und Axolotl (Ax. M.) können unterschieden werden. Sie weichen in zahlreichen Merk-

malen voneinander ab, die aber nicht zu jeder Zeit gleich deutlich sind.

1. Die jungen Ax. M. sind von Anfang an etwas grösser als die p. M. und schwächer gefärbt (Fig. 1).

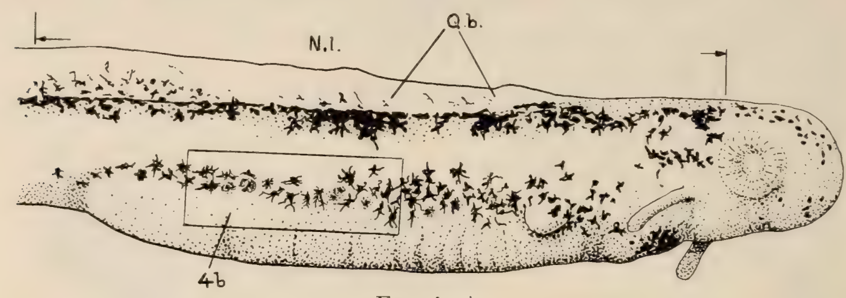


Fig. 4 *a*)
T. palm. mit Neuralleiste von Axolotl rechts im Rumpf (N.l). *Triton*- und Axolotl-Melanophoren im Rumpf gemischt. Q.b. = dorsale Querbinden. (Kiemen weggelassen.)

2. Bei gleicher Ausdehnung sind p. M. braun, Ax. M. graubraun-violettlich.

3. Oft sind p. M. feiner verzweigt; Ax. M. besitzen längere Hauptäste (Fig. 4 *b*).



Fig. 4 *b*)
Ausschnitt aus Fig. 4 *a*). p.M. = dermale Melanophoren von *T. palm.* Ax.M. = dermale Melanophoren von Axolotl.

4. Die der Epidermis anliegenden dermalen Melanophoren sind bei *Tr. p.* glatter und flächiger als bei Ax. (Fig. 2).

5. Auf Dunkelheit reagieren die p. M. des Kopfes durch Kontraktion, die Ax. M. nicht (Fig. 3 *a* und *b*).

Die Gesamtheit dieser Merkmale erlaubt bei längerer Beobachtung stets eine Entscheidung.

Muster.

Im Gegensatz zu Twitty's Ergebnissen verteilen sich die implantierten Axolotl-Melanophoren in der Molchlarve nicht diffus

über Rücken und Seiten, sondern sie ordnen sich in den Pigmentstreifen an der Dottergrenze, der für *Tr. palmatus* charakteristisch ist, ein und lassen wie die *Triton*-Melanophoren die Muskelregion ganz oder weitgehend frei (Fig. 4 *a*). Der Kopf allerdings wird ziemlich gleichmässig mit Axolotl-Melanophoren besetzt. Im Rumpf zeigt das dorsale Pigment mehr oder weniger Querbinden (Fig. 4 *a*, Q.b.).

Im Rumpf verhält sich also das Axolotl-Pigment in hohem Grade wirtsgemäss, im Kopf und Rücken eher spendergemäss. Da sich (in Übereinstimmung mit Twitty's Erfahrungen) mehr Axolotl-Pigment entwickelt und die Pigmentzellen durchschnittlich grösser sind, kann im Kopf Platzmangel eine Rolle spielen.

Diskussion.

Twitty's Versuche an Vertretern verschiedener Arten beweisen, dass massgebende Faktoren in den Pigmentzellen selbst liegen, lassen aber die Rolle der umgebenden Organe ungeklärt.

Die Versuche mit *Triton* und *Amblystoma*, also mit Vertretern verschiedener Familien, zeigen, dass die Umgebung auch eine entscheidende Rolle spielen kann. In der andern Umgebung der Seitenflächen des *Triton*-Rumpfes können die pigmenteigenen Faktoren der Axolotl-Musterung nicht zur Auswirkung gelangen. Die diffuse Anordnung von *Amblystoma* wird nicht sichtbar. Andererseits besitzen die Axolotl-Melanophoren Reaktionsfähigkeit auf *Triton*-Einflüsse, denn sie bilden *Triton*-Muster und nicht irgend ein anderes. Im Kopf dagegen und im medianen Bereich des Rückens steht die fremde Umgebung der Auswirkung der eigenen Tendenzen der Axolotl-Pigmentzellen nicht entgegen.

Das Pigmentmuster scheint also durch ein ausgeglichenes Zusammenspiel von Faktoren bestimmt zu werden, die teils in den Pigmentzellen selbst, teils in ihrer Umgebung liegen. Welche Rolle dabei Epidermis, Muskulatur und andere Gewebe spielen, bleibt noch zu untersuchen.

LITERATUR.

1925. GLAESNER, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (Molge vulg.).*

1935. DU SHANE, G. P. *An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia.* Jour. Exp. Zool., Bd. 72.

1936. TWITTY, V. C. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus.* Jour. Exp. Zool., Bd. 74.

1938. HARRISON, R. G. *Die Neuralleiste.* Ergänzungsheft zum Anat. Anzeiger, Bd. 85.

Tome 47, nº 13. — Mai 1940.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Neuchatel les 9 et 10 mars 1940.

Hérédité de l'anophtalmie et de malformations oculaires dans la descendance d'un croisement interspécifique de Cobayes

Communication préliminaire [1]

par

Dr A. PICTET et A. FERRERO

(Station de Zoologie expérimentale de l'Université).

Avec 1 figure dans le texte.

Les modes d'hérédité de la cécité varient suivant les organismes. Il en est de même de diverses maladies oculaires. Un bon nombre d'auteurs ont étudié cette hérédité chez l'Homme et les animaux et ont généralement conclu à l'intervention d'une seule paire de facteurs pour régir les rapports génétiques entre les conditions normale et anormale. Dans plusieurs cas, il a été montré que l'anophtalmie et certaines défectuosités oculaires (cataracte, etc.) peuvent être soit des mutations, soit des somations.

En ce qui concerne les Cobayes, O. N. Eaton (1937) a publié les résultats de recherches relatives à ce sujet et qui ont été entreprises en 1934, c'est-à-dire trois ans après la première apparition de l'anophtalmie dans notre matériel. Nous reviendrons sur les

[1] Travail exécuté grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, *instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis* », à laquelle nous adressons nos remerciements.

conclusions de cet important travail, basé sur un matériel assez élevé et accompagné d'un pedigree. O. N. EATON conclut à l'intervention de deux paires de facteurs d'hérédité pour régir la combinaison anophtalmie (*aabb*) et yeux défectueux (*aa*B–). Toutefois les chiffres de ses croisements défectueux × défectueux, ainsi qu'il en convient lui-même, ne semblent pas confirmer cette interprétation.

ORIGINE DE L'ANOPHTALMIE DANS L'UNE DES LIGNÉES DU CROISEMENT INTERSPÉCIFIQUE *Cavia aperea* × *Cavia cobaya*.

Dans la descendance d'un croisement interspécifique entre le Cobaye sauvage de la République argentine, *Cavia aperea* d'Az, et le Cobaye domestique d'Europe, *Cavia cobaya* Marcq, que nous poursuivons depuis 1920 (PICTET 1933), est apparu pour la première fois en mai 1931 un ♂ 655 complètement aveugle, a n o p h t a l m e bilatéral.

Ce mâle fut uni à trois sortes de femelles phénotypiquement normales (tableau général):

I. ♀ 1113, *cobaya* étrangère à la ligne hybridée;
II. à deux de ses sœurs (croisement *aperea-cobaya*) 674 et 698;
III. à deux de ses filles du croisement I, ♀ 1, 866 et ♀ 3, 866.

Le croisement I montra d'emblée que la condition normale est dominante sur la condition d'anophtalmie, tandis que les croisements II et III faisaient ressortir d è s l a p r e m i è r e g é n é r a t i o n , à côté des anophtalmes et des normaux, l'apparition d'une n o u v e a u t é formée de Cobayes dont l'un ou les deux yeux présentaient des déformations de diverses natures [1]. Nous classerons les malformations qui ne sont pas l'anophtalmie propre-

[1] Les principales de ces défectuosités oculaires, rattachées sous la désignation de pathophtalmie, sont caractérisées par la présence d'yeux rudimentaires, d'yeux avec absence de pupille ou de cornée ou avec pupille décentrée. Des cas de colobome et de microphtalmie se sont encore présentés, dont quelques-uns de formation postembryonnaire et certains cas de cataracte, non héréditaires, d'autres héréditaires. L'anatomie et la morphologie de ces diverses malformations, ainsi que de l'anophtalmie, font actuellement l'objet d'une étude à la Clinique ophtalmologique de l'Université par Mlle Dr V. BISCHELER.

ment dite sous la désignation de pathophtalmie. A ce jour la descendance de ce mâle anophtalme 655 se monte à 434 individus, parmi lesquels nous distinguons:

342 normaux (avec les deux globes oculaires);
42 anophtalmes (28 bilatéraux et 14 borgnes);
43 pathophtalmes (22 bilatéraux et 21 borgnes).

A vrai dire, des cas de pathophtalmie et d'anophtalmie avaient déjà été constatés dans l'ascendance du ♂ anophtalme 655, en sorte que ce mâle avait déjà une hérédité de pathophtalmie et d'anophtalmie. D'autre part, dans l'ascendance de la ♀ *cobaya* étrangère 1113, une douzaine de cas d'anophtalmie unilatérale ont été relevés, dont deux avec descendance d'anophtalmie. En sorte que cette femelle pouvait être porteuse d'anophtalmie.

Disposition unilatérale et bilatérale des malformations oculaires.

Les Cobayes anophtalmes et pathophtalmes peuvent être borgnes ou aveugles des deux yeux. Pour l'analyse des chiffres (tableau général) nous nous sommes bornés à classer pour le moment, sous les rubriques anophtalmes et pathophtalmes, aussi bien les borgnes que les aveugles des deux yeux, nous réservant de faire, dans la suite, une étude génétique de la bilatéralité et de l'unilatéralité. Cependant, la répartition entre les uns et les autres s'énonce comme suit :

	Borgnes à gauche	Borgnes à droite	Aveugles complets	Total
Anophtalmes	7	7	28	42
Pathophtalmes	10	11	22	43

Nous remarquerons, au paragraphe précédent, l'égalité entre le nombre des anophtalmes et des pathophtalmes issus des différents croisements et, dans le présent paragraphe, l'égalité numérique entre les borgnes à gauche et borgnes à droite. Ces deux cas d'égalité seront interprétés plus loin.

Pouvoirs de fertilité et de vitalité dans la descendance du ♂ 655 anophtalme.

Une classification des pouvoirs de fertilité et de vitalité dans l'ensemble des descendants du croisement interspécifique *aperea* × *cobaya* (Pictet 1933) a été basée sur le calcul du nombre moyen de petits par portée et du taux moyen de mortinatalité. Le tableau suivant montre que ces pouvoirs se répartissent selon trois classes de ségrégation. Le ♂ anophtalme 655 surgit de la classe II, c'est-à-dire de celle la moins prolifique. Il n'est donc point surprenant que nous ayons eu à enregistrer dans la descendance anophtalmique, à côté d'un fort accroissement du taux de mortinatalité, une forte diminution du chiffre moyen de petits par portée, puisque les degrés de fertilité et de vitalité sont des caractères qui peuvent s'hériter.

En ce qui concerne la mortinatalité [1], nous tenons à préciser que tous les morts-nés, sauf cinq, soit 102 en tout, on pu être catalogués avec leur caractéristique définitive.

Degrés de fertilité et de vitalité
(Tous les morts-nés, sauf 5, ont pu être catalogués.)

	Normaux du croisement interspécifique originel			Descendance du ♂ 655 anophtalme, issu de la classe II		
Classes	I	II	III	Normaux	Pathophtalmes	Anophtalmes
Nombre moyen de petits par portée . . .	3,20	1,70	Stérile	2,32	1,51	1,65
Mortinatalité .	7,78%	19,99%		18,21%	22,47%	32,18%

On remarquera que la forte réduction des pouvoirs de fertilité et de vitalité dans la descendance anophtalmique marque que l'anophtalmie et la pathophtalmie sont en outre l'indice d'un fort affaiblissement vital.

[1] Les animaux anophtalmes et pathophtalmes sont pour la plupart très délicats et peu viables. Ce n'est que grâce à des soins constants, consistant à les alimenter de verdure hiver comme été et à nourrir souvent les nouveaux-nés au biberon, que nous sommes arrivés à conserver, dans des conditions souvent très difficiles, un matériel si peu viable, en quantité suffisante.

INTERPRÉTATION FACTORIELLE PROVISOIRE DES RÉSULTATS.

Nous avons à considérer trois phénotypes: normaux, avec les deux globes oculaires; pathophtalmes, avec les deux globes oculaires; anophtalmes, sans globes ou avec le globe à un seul œil.

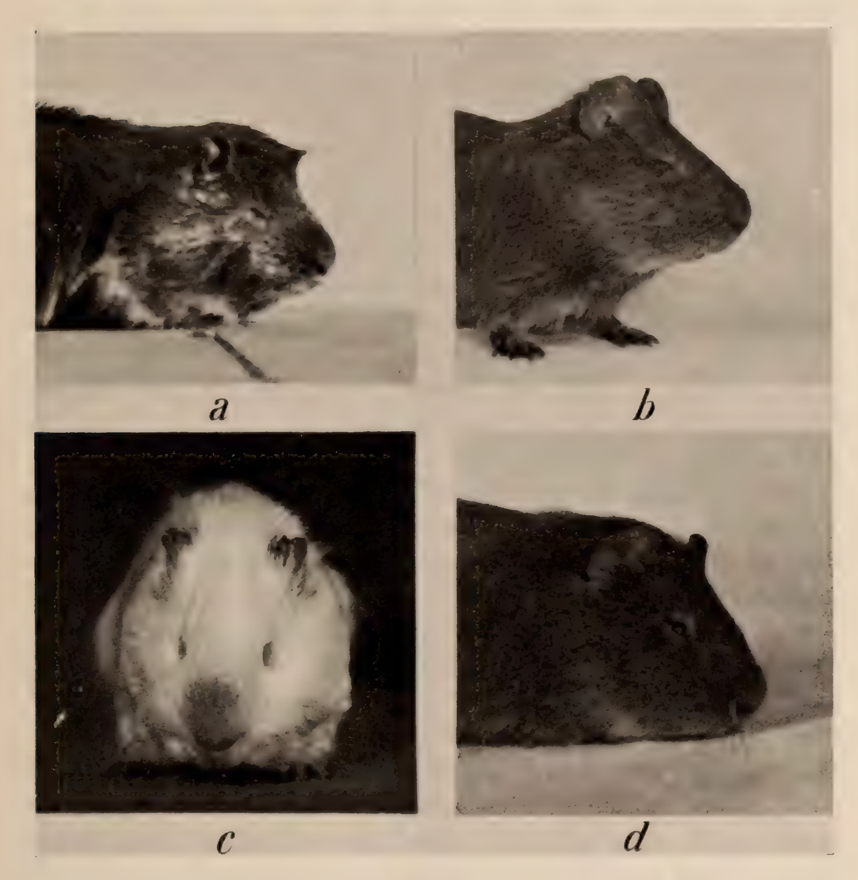


Fig. 1.
a) ♂ anophtalme 655; *b*) et *c*) anophtalmes de la F_2; *d*) microphtalme.

Les résultats montrent que les deux types de défectuosités oculaires, malformations diverses et anophtalmie, sont héritables dès le moment de leur apparition à la F_2 et qu'ils sont l'un et l'autre récessifs du normal. En outre ils s'héritent indépendamment l'un de l'autre.

Un premier point qui se fait remarquer, c'est l'égalité absolue entre le nombre des anophtalmes et des pathophtalmes dans tous les croisements de normaux hétérozygotes ayant fait ressortir les trois phénotypes: 157 N., 28 Path., 28 Anopht. Or une ségrégation dans un croisement d'hétérozygotes faisant ressortir les deux récessifs en nombre égal, n'est en tous cas pas imputable à la disjonction d'un croisement mettant en action deux paires de facteurs. Tandis que les proportions réalisées de 12 N : 2 P : 2 A, préavisent déjà en faveur de l'intervention de trois paires de facteurs pour conditionner l'hérédité du complexe normal-pathophtalme-anophtalme.

Le ♂ 655 est anophtalme, hétérozygote de par son ascendance A*a*; il peut être considéré également comme hétérozygote pour P, en raison du fait que dans son ascendance, ainsi que nous l'avons déjà dit, se sont trouvés des ancêtres pathophtalmes héréditaires. Sa formule peut donc être *nn*P*p*A*a*.

La ♀ *cobaya* normale étrangère 1113 est normale, NN; elle peut être considérée comme porteuse d'anophtalmie, A*a*, en raison du fait, déjà mentionné, que dans son ascendance se sont trouvés plusieurs cas d'anophtalmie héréditaire. Sa formule peut donc être NN*pp*A*a*.

Pour ce qui est des deux sœurs du ♂ 655, qui ont la même hérédité que lui, elles sont normales porteuses d'anophtalmie, soit vraisemblablement, N*npp*A*a*.

D'après ces formules, on se rendra compte, en consultant le tableau général, que la plupart des chiffres obtenus sont conformes aux prévisions. En sorte que nous pouvons conclure que l'hérédité du complexe normal-pathophtalme-anophtalme est bien conditionné par l'intervention de trois paires de facteurs: N, normal avec les deux globes oculaires; P, pathophtalme avec les deux globes oculaires; A, anophtalme unilatéral (avec seulement un globe) ou bilatéral sans globe. Cette interprétation est provisoire; sa confirmation est soumise à un développement plus poussé des unions entre pathophtalmes et anophtalmes.

Comparaison entre les résultats de O. N. Eaton et les nôtres.

De même que nous, O. N. Eaton a obtenu dans la descendance de ses élevages des *defective-eyed* (pathophtalmes), des *eyeless*

TABLEAU GÉNÉRAL.

(Tous les morts-nés — sauf 5 — ont pu être déterminés.)

		Chiffres obtenus			Proportions trihybrides			Calculé			
		N	P	A	N	P	A	N	P	A	
P ♂ 655 anophtalme × ♀ 1113 normale étrangère . . .	I	7	—	—	100%	—	—	100%	—	—	*nn*P*p*A*a* × NN*pp*A*a*
F_1 normal × normal	—	40	6	6	12	2	2	40	5,95	5,95	N*n*P*paa* × N*npp*A*a*
P ♂ 655 anopht. × ♀♀ 698, 674, norm. ses sœurs . . .	II	24	14	8	16	8	8	24	13,94	13,94	*nn*P*p*A*a* × N*n*P*p*A*a*
P ♂ 655 anopht. × ♀♀ 1,866, 3,866, norm. ses filles . .	III	10	5	5	4	2	2	10	5	5	*nn*P*p*A*a* × N*npp*A*a*
P_2 ♂ 1031 F_2 anopht. × ♀ 1061, norm. étrangère	—	2	—	—	100%	—	—	100%	—	—	
F_1 normal × normal	—	12	2	1	12	2	2	12,24	1,97	1,05	
F_2 norm. héter. × norm. hétér.	I-III	48	8	8	12	2	2	48	8	8	N*n*P*paa* × N*npp*A*a*
» »	I-III	86	10	—							
norm. homo × norm. homo	I-III	66	—	—	100%	—	—	100%	—	—	
normal × pathophtalme. .	II-III	11	8	9	8	3	5	9,98	8	9,97	N*n*P*p*A*a* × *nn*P*paa*
» »	II	7	1	—							
» »	I-III	25	—	—	100%	—	—	100%	—	—	
normal × anophtalme . .	II	11	2	3	2	1	1				
» »	I-III	16	6	—							
pathophtalme × pathopht. .	II-III	—	5	5							
anophtalme × anophtalme	II	—	1	1 ?							
anophtalme × ♀ normale étrangère	—	9	—	—							

(anophtalmes) et des normaux. Il a également constaté un très fort pourcentage de mortinatalité et de déficience vitale. Les points essentiels sur lesquels il y a divergence sont les suivants:

O. N. E.	P. F.
Plus forte proportion des borgnes à gauche.	Egalité entre gauche et droite.
Plus forte proportion de *defectives* que de *eyeless*.	Egalité numérique entre les deux.
Ségrégation dihybride en 12.3.1.	Ségrégation trihybride en 12.2.2.
Supposition que *defective-eyed* = *aa*B, et *eyeless* = *aabb*.	Supposition que pathophtalme = *nn*PP*aa*, et anophtalme = *nnpp*AA.

Nous ne voyons d'autre explication à donner de ces divergences que la suivante: O. N. Eaton a opéré sur un matériel pur de Cobayes albinos, tandis que nous avons utilisé un matériel hybridé de croisement interspécifique. Ce n'est d'ailleurs pas la première fois que nous constatons certaines différences factorielles dans la constitution génotypique de notre matériel comparativement à celle des Cobayes domestiques ordinaires.

BIBLIOGRAPHIE

1937. Eaton, O. N. *A hereditary eye defect in Guinea Pigs.* Journ. of Heredity, p. 353-358, XXVIII.

1933. Pictet, A. *Ségrégation mendélienne des degrés de fertilité dans la descendance d'un croisement interspécifique de Cobayes.* Ass. franç. Avancement des Sciences, 57[me] session, Chambéry, p. 313-319.

Tome 47, nº 14. — Mai 1940.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Neuenburg, den 9. und 10. März 1940

Beobachtungen am Nest eines Alpenkrähen-Paares.

Pyrrhocorax pyrrhocorax erythrorhamphus (Vieillot)

von

A. SCHIFFERLI und E. M. LANG

(Sempach) (Andermatt)

Mit 2 Textabbildungen.

Durch das Zusammentreffen verschiedener glücklicher Umstände war es uns vergönnt, brutbiologische Beobachtungen an der Alpenkrähe durchzuführen. Der Schlossverwalter von Tarasp, Herr Chr. Fanzun, ein Mitarbeiter der Schweiz. Vogelwarte Sempach, hatte uns schon seit einiger Zeit darauf aufmerksam gemacht, dass ein Paar dieser überaus seltenen und weiterhin im Abnehmen begriffener Alpenvögel alljährlich am Schlosse selbst nistet. Der Hilfsfonds der Schweiz. Vogelwarte ermöglichte uns die Verlängerung unseres Aufenthaltes in Tarasp, sodass wir während der Brutzeiten 1937 und 1938 unserer Aufgabe im ganzen rund 350 Beobachtungsstunden widmen durften (Schifferli und Lang 1940). Das Nest befand sich, wie all die Jahre, in einer Kellerlichtluke, die sich etwa 4 m über dem Felsfundament öffnet und die 80 cm tief und am innern Ende 50 cm breit ist. Nach innen ist sie mit einem Fenster gegen den Keller abgeschlossen, was uns erlaubte, hinter einem aufgehängten Sack getarnt, die Vorgänge am Nest aus unmittel barer Nähe zu beobachten und zu photographieren.

In der Literatur fehlen verschiedene wesentliche Daten über die Brutbiologie der Alpenkrähe, indem nur die wenigen Angaben von

Schinz (in Naumann 1901), Girtanner (1890) und Zollikofer (1889) aus dem vorigen Jahrhundert überliefert sind, sodass es also vor allem galt, diese artspezifischen Fragen abzuklären. Zudem bot aber unser Untersuchungsobjekt auch ein allgemeines Interesse. Die Krähenvögel im gesamten genommen sind bekanntlich sehr scheu und besonders der Beobachtung am Nest fast unzugänglich. Wir hatten also in unserem Falle die seltene Möglichkeit, Einsicht zu bekommen in das Brutgebahren eines psychisch hochentwickelten Sperlingsvogels, bei dem vorauszusehen war, dass das Zusammenwirken des Instinktverhaltens von Jung- und Altvogel bei der Aufzucht von ausschlaggebender Bedeutung sein werde. Diesem Fragenkomplex soll deshalb im folgenden auch besondere Beachtung geschenkt werden.

In der Schweiz kommt die Alpenkrähe als Brutvogel mit Sicherheit nur im Engadin und im Unterwallis vor. Über das weitere Verbreitungsgebiet berichtet Niethammer (1937). Die Nester werden in Löchern von Felswänden gebaut. In der Schweiz nistet sie einzeln auch an alten Gebäuden und Ruinen, wie dies aus den Berichten von Girtanner (1890) und Schinz (in Naumann 1901) schon hervorgeht. Zollikofer (1889) fand an einer Felswand eine Kolonie von 8 Nestern.

Das Alpenkrähenpaar nistete früher in der Turmzwiebel des Schlosses und erst seit 1930 in der genannten Kellerluke. Um diesen Nistplatz wird alljährlich mit einem Turmfalkenpaar gestritten, welches auch einmal dort brütete. Alpendohlen und auch Kleinvögeln gegenüber verhielten sich die Alpenkrähen indifferent. Dagegen stiessen sie auf jeden erscheinenden Bussard. Wagte sich eine Rabenkrähe auf die Gemäuer des Schlosses, wurde sie gemeinsam angegriffen und verjagt.

Mit dem Nestbau wird bereits Mitte März begonnen, zu einer Zeit wo in Tarasp (1414 m ü. M.) noch viel Schnee liegt. Wir können nicht sagen, ob sich beide Gatten daran beteiligen, da unsere Beobachtungen erst kurz vor der 1. Eiablage einsetzten. Das Nest ist etwa eine Woche vor der Ablage des 1. Eies beendet. Es liegt am hintern Ende der Luke und besteht im Unterbau aus bis fingerdicken Lärchenreisern. Ein dichter Filz von Wolle und Haaren verschiedener Tiere bildet die Nestmulde. Die Eier sind auf diese Weise gut von der kalten Steinunterlage isoliert. Das Nest misst 35 cm im Durchmesser, die Mulde 12 cm. Die an den 5 Eiern

gewonnenen Masse betragen im Mittel 39,95 × 27,2 mm. Auf rahmweisser Grundfarbe heben sich unregelmässige, hellere und dunklere, kaffeebraune Flecken ab, die sich am stumpfen Pol häufen. Die Eiablage erfolgte in regelmässigen Abständen von 30 Stunden, wie wir genau feststellen konnten. Das Gelege von 5 Eiern war nach 6 Tagen vollständig. Das 1. Ei wurde im Jahre 1938 am 13. April gelegt. Die Bebrütungszeit setzte kurz nach dem Legen des ersten Eies ein und dauerte genau 21 Tage. Das Weibchen allein brütete und wurde während dieser Zeit meistens vom Männchen ausserhalb der Luke gefüttert. Das Nest wurde tagsüber vom Weibchen sehr oft für wenige Minuten, am Anfang der Brutzeit sogar länger als eine Stunde verlassen. Die Gebundenheit ans Nest nimmt mit der Brutzeit zu und ist besonders während der Aufzucht der Jungen sehr ausgeprägt. Die Entwicklung der Jungvögel verläuft nach Art der Sperlingsvögel, charakterisiert durch das Auftreten verschiedener transitorischer Organe und Instinkthandlungen. Das Nest wird von den Jungen zwischen dem 36. und 39. Tag verlassen, nach Erreichen des ungefähren Altersgewichts von 350 gr. Vorher, gegen Ende der Postembryonalzeit, tritt vorübergehend ein Übergewicht von 20 gr. auf. Nur die Handschwingen und der Schnabel müssen nach dem Ausfliegen noch zur endgültigen Länge auswachsen. Ebenso erhalten Schnabel und Füsse erst gegen den Oktober hin die wundervolle korallrote Färbung. An der Fütterung nehmen beide Eltern teil. Gewärmt werden die Jungen nur vom Weibchen.

Die frisch geschlüpfte Alpenkrähe ist, wie alle jungen Sperlingsvögel, mit ihren geschlossenen Augen und Ohren, ihrem schwach bedunten Körper und den wenig entwickelten Extremitäten ein ausgesprochen hilfloses Geschöpf. Sie ist nicht imstande, ihren Wärme- und Feuchtigkeitshaushalt zu regulieren, sich zu ernähren oder sich vor Feinden zu schützen. Wie andere Sperlingsvögel gleicht sie mehr oder weniger einer Larve und ist zudem von den Eltern abhängig. Deshalb sind denn auch die Instinkthandlungen, wie auch transitorisch auftretende Organe und Funktionen (Eizahn, Rachenfärbung, Schnabelwulst, Sperrtätigkeit u.a.m.) auf ein entsprechendes Verhalten der Altvögel abgestimmt. Es besteht, nach Portmann (1938), zwischen Alt- und Jungvogel eine überindividuelle Einheit. Das Ineinandergreifen der Instinkthandlungen, die Instinktverschränkung, wie sie von Lorenz (1935) genannt

wird, spielt im Brutgehaben der Sperlingsvögel eine ausschlaggebende Rolle.

Mit Beginn der Brutzeit setzen auch bei den Alpenkrähen diese artspezifischen, vererbten Instinkthandlungen des Altvogels ein. Nestortwahl und Nestbau sind wichtige Faktoren für den Wärmehaushalt und als Schutz gegen Feinde. Nach der Eiablage wärmte das Weibchen die Eier und später die Jungen. In diesem Zusammenhang trat bei ihm der sogenannte Brutfleck auf, d. h. es verlor an Brust und Bauch die Federn, und an deren Stelle wurde der Körper stärker durchblutet. Eine weitere wichtige Rolle spielte die Nesthygiene. Fremdkörper, die ins Nest fallen, und vor allem der Kot der Jungen werden fortgeschafft. Dieser ist auch bei den jungen Alpenkrähen umhäutet und kann so vom Altvogel mit der Schnabelspitze leicht gefasst und weggetragen werden. Meist nach jeder Fütterung nahmen die Altvögel Kot mit. Dieser wurde anfänglich von den Jungen in die Nestmulde abgesetzt. Am 4.—5. Tag schoben sie sich zur Entleerung rückwärts am Nestrand hinauf und koteten dort. Einige Tage vor dem Ausfliegen begaben sie sich hiezu unter den Lukeneingang. Um diese Zeit war der Kot nicht mehr umhäutet. Mit dem Älterwerden nehmen also die Jungen an der Reinhaltung des Nestes immer mehr teil. Einige der ersten Kotballen wurden vom Weibchen verschlungen.

Die Hauptaufgabe der Altvögel besteht aber darin, dass sie sich mit der Fütterung der Jungen befassen. Dabei ist es nun äusserst wichtig, dass Reiz und Reaktion genau aufeinander abgestimmt sind. Gewisse Autoren nehmen an, dass die Sperrtätigkeit der Jungen, verbunden mit dem Sichtbarwerden der intensiven Rachenfärbung, wie auch die Bettelrufe und die Bettelbewegungen für den Altvogel einen notwendigen Anreiz zum Füttern bilden. Es ist auch die Ansicht vertreten, dass das Sperren der frisch geschlüpften Jungen den Fütterungsinstinkt beim Altvogel überhaupt auslöse, indem dieser beim Anblick des offenen Sperrachens zur Nahrungssuche und Nahrungsabgabe angeregt werde.

Unsere Beobachtungen ergaben aber, dass dies wenigstens für die Alpenkrähe nicht zutrifft. *Der Altvogel hat hier den Hauptanteil am Zustandekommen der ersten Fütterungen*. Drei Stunden nach dem Schlüpfen des ersten Jungen erhob sich das seit einer halben Stunde brütende Weibchen vom Nest und würgte etwas im Schlund gespeicherte

Nahrung in den Schnabel. Das Junge sperrte nicht. Es wurde vom Weibchen dann am Kopf mit dem Schnabel leicht betupft, worauf es erst den Rachen öffnete, um von der Alten mit aller Sorgfalt gefüttert zu werden. Verliess das Weibchen das Nest, so kam es oft vor, dass die kaum halbtägigen Jungen spontan sperrten, aber erst nachdem das Weibchen schon weg war. In den ersten Tagen geschah es recht selten, dass die Jungen schon sperrten,



ABB. 1.

Beim Erscheinen des Weibchens mit Futter sperren die Jungen noch nicht und müssen von ihm erst hiezu gereizt werden.

wenn der Altvogel mit Futter ans Nest kam. Zudem stellten wir ferner fest, dass das Männchen, wenn es anfänglich mit Futter in die Luke kam, die Nahrung dem Weibchen abgab und nicht den im Neste sperrenden Jungen. Eine Reizwirkung schien demnach von den sperrenden Jungen noch nicht auf das Männchen auszugehen. Erst am 2. Tag fütterte auch das Männchen die Jungen. Als einmal beide Eltern mit Futter ankamen und nur ein Junges sperrte, fütterten beide gleichzeitig in denselben Rachen. Mit diesem Zeitpunkt scheint nun wirklich der Sperrachen zum Anreiz für die Altvögel geworden zu sein und zwar für beide Eltern gleich stark, woraus dann die gleichzeitige Fütterung resultierte. Ein

weiteres Beispiel für die nur allmälich zu Stande kommende Koordination der Alt- und Jungvogel-Instinkte ergibt sich aus der merkwürdigen Beobachtung, dass sich der Fütterungsinstinkt beim Weibchen schon kurz nach dem Legen des letzten Eies bemerkbar machte. Zweimal beobachteten wir, wie es über das Gelege gebeugt eine normale Fütterung vornehmen wollte und dabei Futter zwischen



Abb. 2.
Das Männchen füttert das Weibehen, trotzdem im Nest die Jungen sperren.

die Eier würgte. Kurz vor dem Schlüpfen des ersten Jungen schritt das Weibchen wiederum mit Futter zum Nest. Auf dem Nestrand stiess es die nachher so oft vernommenen Futterrufe aus und wollte unbedingt die mitgebrachte Junikäferlarve verfüttern. Wir stehen also vor der interessanten Tatsache einer im Brutzyklus des Weibchens viel zu früh aufgetretenen Instinkthandlung.

Anderseits weiss man aber auch, dass bei Jungvögeln die Sperrfähigkeit lange über die normale Zeit hinaus erhalten bleiben kann, wie dies die Laboratoriumsversuche an Staren von Holzapfel (1939) sehr schön zeigen. Künstlich aufgezogene Stare nahmen

nach 10 Wochen noch sperrend Futter entgegen, wenn sie dauernd so gefüttert wurden, währenddem durch die Altvögel aufgezogene Junge schon in der 4. Woche selbständig Nahrung aufnehmen. Dieses verschiedene Verhalten wird von den Alten erzwungen, denn nach dem Ausfliegen lässt der Fütterungsinstinkt bei den Altvögeln stark nach, was bei den Jungen die Tendenz zum Picken und zur eigenen Futteraufnahme fördert.

Aus all diesen Beobachtungen geht deutlich hervor, dass der Altvogel die Sperr-Reaktion der Jungen reguliert, indem er sie am Anfang durch verschiedene Handlungen selbst hervorruft und sie am Schluss der Postembryonalzeit durch passives Verhalten rasch abflauen lässt. Diese Feststellung steht nicht im Gegensatz zu der andern Tatsache, dass auf dem Höhepunkt der Ernährungsperiode die Sperrtätigkeit und die intensive Färbung des Rachens ein wichtiges Reizmittel für die Altvögel bedeuten. Bei all diesen Instinkthandlungen besitzen die Alpenkrähen, wie auch andere Sperlingsvögel die Möglichkeit einer gewissen Freiheit, die sich in einem bestimmten Wahlvermögen offenbart.

ZITIERTE ARBEITEN.

1890. Girtanner, A. *Die Steinkrähe der Schweizer Alpen.* Schweiz. Bl. f. Ornith., 14.

1939. Holzapfel, M. *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars. (Ein Beitrag zum Instinktproblem.)* Journ. f. Ornith., 87. Jhg., H. 4.

1935. Lorenz, K. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels.* Journ. f. Ornith., 83.

1901. Naumann. *Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas.* Bd. IV. Zitaten von H. R. Schinz, p. 50 und ff.

1937. Niethammer, G. *Handbuch der deutschen Vogelkunde.* Bd. I.

1938. Portmann, A. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. Suisse de Zool., 45.

1940. Schifferli, A. und Lang, E. M. *Beitrag zur Naturgeschichte der Alpenkrähe.* Journ. f. Ornith., 88 Jhrg., im Druck.

1889. Zollikofer, E. *Eine ornith. interessante Felspartie.* Schweiz. Bl. f. Ornith., 13.

Tome 47, nº 15. — Août 1940.

Versuche über die inneren Faktoren der Verpuppung bei *Sialis lutaria* L.

von

R. GEIGY und W. OCHSÉ

Basel.

Mit 3 Textabbildungen.

Auf Grund von Untersuchungen am Sempachersee haben Du Bois und Geigy 1935 den zweijährigen Entwicklungszyklus der Megaloptere *Sialis lutaria* L., sowie das Verhalten ihrer im feinen Schlamm des Litorals sich aufhaltenden Larve vor und während der holometabolen Umwandlung geschildert. Geigy hat 1937 die Metamorphose-Symptome beschrieben, welche bei äusserlicher Betrachtung sich wandelnder Larven erkennbar sind. Ausserdem konnte er zeigen, dass es während des Winters (vom November bis im März) möglich ist, zweitjährige Larven, welche aus dem Seeschlamm, d. h. aus einer Temperatur von etwa +3° C in eine konstante Temperatur von 24° C (oder auch nur in Zimmertemperatur) eingebracht werden, beliebig verfrüht zur Verwandlung zu bringen (z. B. Schlüpfen der Imagines statt im April/Mai schon im Dezember des Vorjahres). Dabei kann allerdings für die einzelnen Versuchstiere der Tag des Metamorphosebeginns nicht vorausgesagt werden, denn dieser erfolgt unberechenbar und in beträchtlicher Streuung 8—30 Tage nach dem Einbringen. Es zeigte sich auch, dass es speziell diese Zeitspanne bis zum Beginn der Umwandlung, also gewissermassen die Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft, ist, welche durch die Temperaturerhöhung um bis 5 Monate verkürzt werden kann und nicht der Ablauf des Metamorphosevorgangs selbst. Für diesen werden im Laboratorium sowohl als am frühjährlichen Seeufer etwa 10 Tage

benötigt. Es wurde schon 1935 die Vermutung ausgesprochen, dass dieser Reifeprozess, der sich in der Kühle des Seeschlammes sehr langsam, in Zimmertemperatur beschleunigt vollzieht, auf gewissen inneren physiologischen Vorgängen besonderer Art

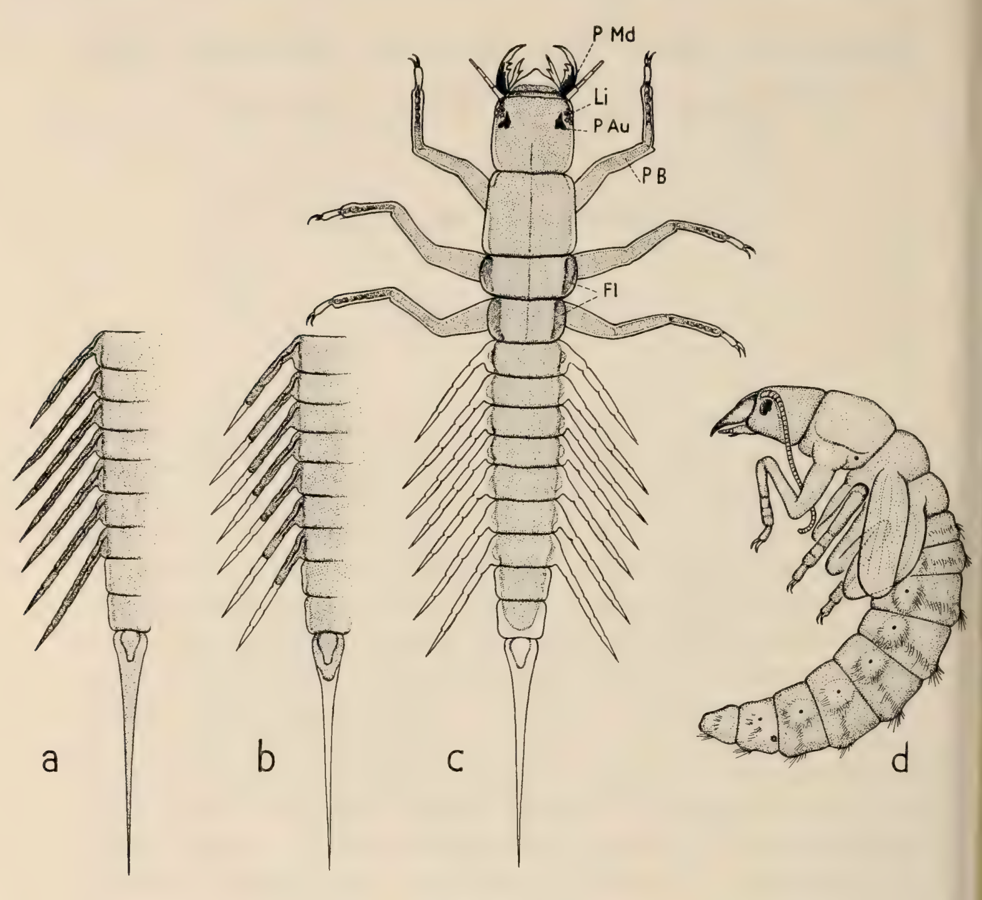


Abb. 1.

Metamorphosemerkmale einer sich zur Puppe wandelnden Sialislarve (vergl. Text).

a) Tracheenretraktion in den Abdominalkiemen.
b) Retraktion des lebenden Inhalts der Kiemen und des Schwanzfadens.
c) Schlüpfbereite Larve.

P Md = Puppen-Mandibeln.
Li = Larvales Linsenareal.
P Au = Puppen-Auge.
PB = Puppen-Beine.
Fl = Flügelanlagen.

d) Puppe.

beruhen müsse. Dieser Frage nun weiter nachzugehen war der Zweck von Schnürungsversuchen, die im Winter 1939/40 an zweitjährigen, aus dem Sempachersee in Zimmertemperatur eingebrachten *Sialis*-Larven angestellt worden sind und über deren vorläufige Ergebnisse hier berichtet werden soll.

Für die Beurteilung der Resultate ist es unerlässlich, jene Vorgänge in Erinnerung zu rufen, welche die erste Periode der *Sialis*-Metamorphose bis zum Schlüpfen der Puppe charakterisieren und die in Abbildung 1 *a*—*d* schematisch zusammengestellt sind (vergl. auch Geigy 1937, S. 148-152).

Verpuppungsreife Larven nehmen keine Nahrung mehr auf und zeigen Tendenz, das Wasser zu verlassen. In den darauffolgenden 3—4 Tagen entsteht innerhalb der Larvenhaut eine pupa libera, welche die für die Larve typischen Abdominalkiemen nicht mehr besitzt, deren Antennen, Beine, Flügelanlagen und abdominalen Stigmenhöcker dagegen bereits in Richtung des definitiven Insekts entwickelt sind (Abb. 1 *d*). Der Abbau, resp. Umbau gewisser larvaler Organe wird durch eine allgemeine Ablösung der Hypodermis von der Larvencuticula eingeleitet und begleitet, und da sich dieser Vorgang durch den durchsichtigen Panzer gut verfolgen lässt, bildet er für den Beobachter gewissermassen einen Gradmesser der fortschreitenden Umwandlung. Gleich bei beginnender Metamorphose werden die A b d o m i n a l k i e m e n von diesem Abbauprozess erfasst; zuerst das letzte (7.) Kiemenpaar und bald darauf in caudo-cephaler Reihenfolge die davorliegenden übrigen sechs Paare. Es tritt dabei eine innere Trübung ihrer Basalsegmente ein und fast gleichzeitig eine Verkürzung der zentralen Tracheenstämmchen, die sich dann nicht mehr, wie ursprünglich, bis in die Kiemenspitzen erstrecken (Abb. 1 *a*). Dann erfolgt die Loslösung und Retraktion des lebenden, von Hypodermis überzogenen Kiemeninhalts, der sich immer mehr aus der äussern Chitinhülle zurückzieht und schliesslich nur noch als kleiner Gewebepfropf in der Basis der nun völlig entleerten und durchsichtig gewordenen Kiemen erkennbar ist (Abb. 1 *b* u. *c*). Während die Kiemenretraktion ihrem Ende zugeht, beginnt vorne im Kopf die A u g e n a b h e b u n g . Bei der allgemeinen Hypodermisablösung, die jetzt in der Kopfkapsel einsetzt, trennt sich der lebende Teil des Auges von seinem Cuticularüberzug, wobei man beobachten kann, wie der dunkel pigmentierte Augenfleck unter

leichter Verschiebung nach hinten zu in die Tiefe rückt, während das im Panzer zurückbleibende larvale Linsenareal stark lichtbrechend hervortritt (Abb. 1 *c*). Nachdem die Augenabhebung schon nahezu beendet ist, beginnt die Ausgestaltung der Mundteile (Labrum, Labium, Mandibeln, Maxillen) und Brustbeine der Puppe, die im Innern der entsprechenden larvalen Organe vor sich geht, sowie die Retraktion der kleinen Larvenfühler, die durch die langen und vielgliedrigen Puppenantennen ersetzt werden, welche sich unter der Larvenhaut bis zwischen die Beinansätze erstrecken. Diese Vorgänge können am Lebenden besonders gut in den Mandibeln und Beinen beobachtet werden. Es handelt sich auch hier um eine Loslösung der lebenden Gewebe (Hypodermis, Muskulatur, usw.) vom Larvenpanzer und um eine Kontraktion derselben, worauf dann über den neu konstituierten Organen der zarte Puppenpanzer angelegt wird. Nun sind auch, weisslich durchschimmernd, die beiden Flügelanlagen lateroventral im Brustsegment II und III sichtbar geworden (Abb. 1 *c*). Wenn in dieser Weise die ganze Oberfläche der jungen Puppe von der Larvenhaut gelöst und durch einen neuen Chitinüberzug befestigt ist, erfolgt meist im Lauf des vierten Tages der Schlüpfakt. Der Larvenpanzer platzt dabei längs einer präformierten Naht, die sich mediodorsal über den Thorax bis in die Mitte der Kopfkapsel hinzieht, und die Puppe arbeitet sich hervor, indem sie zuerst ihr Abdomen, dann die übrigen Körperteile befreit.

Durch die Schnürungsversuche sollte — in Anlehnung an eine Methode, die schon von anderen Autoren auf andere Insekten angewendet worden ist (siehe Literaturverzeichnis) — in Erfahrung gebracht werden, ob die einzelnen Abschnitte des Larvenkörpers bei der Verwirklichung der inneren Umgestaltung zur Puppe [1] selbständig oder in irgendeiner Weise voneinander abhängig sind. Die Larven wurden vom Tage nach dem Einbringen an in wechselnden Zeitabständen von 1—2 Tagen geschnürt. Da, wie oben betont, der Tag des Metamorphosebeginns nicht im voraus berechnet werden kann, so musste eben jeweils später durch Rückdatierung ermittelt werden, wieviel Tage vor Metamorphosebeginn geschnürt worden war. Für die Schnürungen wurden feine Baum-

[1] Die Versuche galten also nur der ersten Metamorphoseperiode und nicht der zweiten, welche die Verwandlung der Puppe zur Imago umfasst.

wollfäden benützt. Die drei Versuchsserien unterscheiden sich durch die Schnurlage wie folgt:

I. Serie: Schnürung zwischen Kopf und Thorax.
II. Serie: Schnürung zwischen Abdominalsegment 2 und 3.
III. Serie: Schnürung zwischen Metathorax und Abdominalsegment 1.

Im Folgenden wird der vor der Schnur gelegene Abschnitt im allgemeinen als „Vorderteil", der hinter der Schnur gelegene als „Hinterteil" bezeichnet.

Serie I: Kopfabschnürungen.

Den ins Trockene gebrachten Larven wurde, ohne vorausgehende Narkose, die Fadenschlinge über den Kopf gezogen und in der weichen Halsregion ziemlich rasch und möglichst satt zugezogen. Die behandelten Tiere kamen sofort wieder ins Wasser. Beim Schnüren entstand meistens irgendein wenn auch kleiner Riss in der der harten Kopfkapsel anliegenden Intersegmentalhaut, durch den Körperflüssigkeit austreten und Wasser eindringen konnte. Solche verletzte Köpfe starben bald ab, was untrüglich an der Trübung ihres Inhalts erkannt wurde. Larven mit abgestorbenen Köpfen lebten wochenlang weiter, ob nun dieselben vor der Schnur haften blieben, oder bei den häufigen Abwehrbewegungen der Vorderbeine allmählich abgestossen wurden. Die Hinterteile sind nie bald nach der Schnürung eingegangen, sondern stets länger am Leben geblieben; sie führten normale Geh- und Atembewegungen aus. In den seltenen Fällen, wo die Schnürung ohne jede Verletzung gelang, blieb auch der Kopf mehr oder weniger lange Zeit am Leben (keine Trübung), wobei seine Mandibeln entweder normale Eigenbeweglichkeit zeigten, oder, wohl infolge des durch die Schnürung erheblich gesteigerten Innendruckes, fast unbeweglich wurden.

Besondere Beachtung sei nun im Folgenden der Frage geschenkt, ob nach der Schnürung noch eine normale Metamorphose beidseitig oder einseitig der Schnur möglich war oder nicht. In der folgenden Tabelle sind die Endergebnisse zusammengestellt.

Serie I.

A. Geschnürte Larven 91

1. Kopf: lebend, larval . . . . Hinterteil: Puppe (geschlüpft) . . *Schnürung vor dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn.*	2	(55%)	50
2. Kopf: tot (larval) . . . . Hinterteil: Puppe (geschlüpft) . .	1		
3. Kopf: tot oder abgestossen (larval) Hinterteil: Puppe (nicht geschlüpft)	27		
4. Kopf: tot oder abgestossen (larval) Hinterteil: Kiemenretraktion	20		

5. Kopf und Hinterteil larval:
   a) während oder nach zu erwartendem Metamorphosebeginn eingegangen . . . . . . (37%) 34
   b) vor zu erwartendem Metamorphosebeginn eingegangen . . . . (7)

B. Kontroll-Larven 53
1. Normale Metamorphose . . . . (58,5%) 31
2. Larval geblieben:
   a) während oder nach zu erwartendem Metamorphosebeginn eingegangen . . . . . . (35,5%) 19
   b) vor zu erwartendem Metamorphosebeginn eingegangen . . . . (3)

Was die Verwandlungsfähigkeit dieser im Dezember 1939 eingebrachten zweitjährigen Larven anbetrifft, so muss zunächst festgestellt werden, dass sich durchschnittlich etwa 36% (vergl. A.5 und B.2.*a*) trotz der Temperatursteigerung aus unbekannten Gründen überhaupt nicht verwandeln konnten [1]. Da dies in gleichem Masse aber auch für die Kontroll-Larven gilt, so darf diese Erscheinung jedenfalls nicht in irgendeinen ursächlichen Zusammen-

[1] Bei den im Januar 1940 eingebrachten Larven der Serien II und III ist der Prozentsatz der Nichtverwandlungsfähigen bedeutend geringer.

hang mit der Schnürung gebracht werden, und die in A.5 aufgeführten 34 Fälle scheiden deshalb aus der engern Betrachtung aus.

Die übrigen 50 Fälle (A.1—4) bringen das einheitliche Ergebnis, dass der Hinterteil ohne Kopf imstande

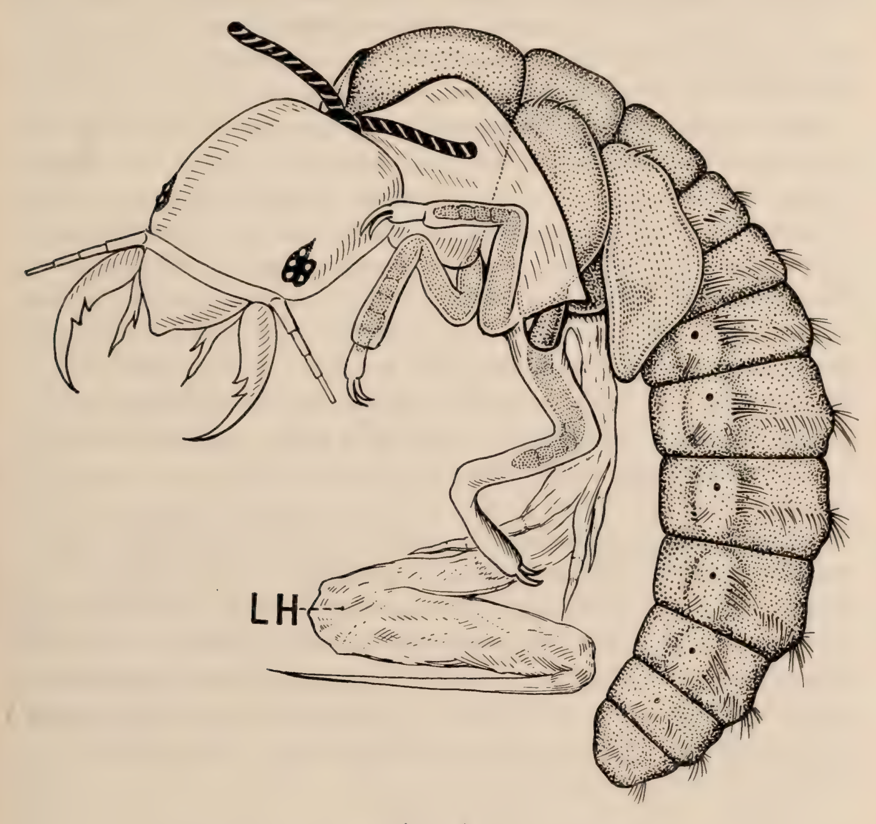


Abb. 2.

Resultat einer Kopfschnürung (Tabelle, Serie I A.1).

Kopf lebend, larval (in der Darstellung in weiss gehalten).
Thorax und Abdomen zu normaler Puppe verwandelt und geschlüpft (grau punktiert).
LH = Larvenhaut.

ist, die Umwandlung zur Puppe zu vollziehen. In den drei günstigsten Fällen (A.1 und 2) vermochte der aus einem völlig normalen Puppen-Thorax und -Abdomen bestehende Hinterteil zu schlüpfen, wobei allerdings begreiflicher-

weise die Befreiung der Puppenbeine aus den Schienen der Larvenbeine nicht möglich war (Abb. 2). In 27 Fällen bildete sich der pupale Hinterleib unter der Larvenhaut wohl vollkommen aus, konnte aber nicht schlüpfen (A.3). Endlich kam es 20 Mal vor, dass ein frühzeitiger Tod des Versuchstieres die vollkommene Verwandlung des Hinterleibs verunmöglichte, doch lieferte auch hier die überall im Gang befindliche Kiemenretraktion den klaren Beweis für einen normalen Start der Metamorphose (A.4).

Was nun die Umwandlung des Kopfes anbelangt, so beschränken sich die Angaben hierüber auf zwei Fälle (A.1), da ja fast immer infolge Verletzung ein rasches Absterben dieses Teils eintrat. Aber diese beiden Fälle zeigten, auch bei Betrachtung in durchfallendem Licht, absolut eindeutig, dass die lebenden, mit eigenbeweglichen Mandibeln ausgestatteten Köpfe völlig larval geblieben waren, indem nicht die Spur einer Augenabhebung oder einer Loslösung des Inhaltes der Mundteile und Antennen festgestellt werden konnte (Abb. 2). Man ist deshalb berechtigt, anzunehmen, dass eine Metamorphose des Kopfes unabhängig vom Hinterteil nicht stattfinden kann[1]. Die Resultate der Serien II und III machen allerdings jetzt schon eine gewisse Einschränkung dieser Behauptung notwendig, dahingehend, dass die Metamorphose des Kopfes mit Sicherheit vielleicht nur dann verhindert werden kann, wenn die Schnürung vor dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn ausgeführt wird. Die beiden Larven A.1 sind 15 resp. 17 Tage vor Metamorphosebeginn geschnürt worden, überlebende Vorderteile von Schnürungen nach dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn wurden nicht erhalten.

Serie II: Schnürungen zwischen Abdominalsegment 2 und 3.

Die ersten Schnürungen in der hintern Körperregion wurden deshalb nicht auf der genauen Grenze zwischen Thorax und Abdomen vorgenommen, weil vorausgehende anatomische Untersuchungen ergeben hatten, dass wohl die ganze Tracheenversorgung von Kopf und Thorax vom ersten Abdominalkiemenpaar ausgeht.

[1] Dass dies nicht wohl durch die bei der Schnürung erfolgte Tracheen- d. h. Sauerstoffdrosselung erklärt werden kann, zeigen die weitern Resultate.

Da nun von andern Autoren gezeigt worden ist, dass bei Fliegen und Schmetterlingen die Metamorphose durch Sauerstoffmangel beeinträchtigt oder sogar sistiert werden kann (siehe z. B. Bodenstein 1938, Fränkel 1935, Fukuda 1937 u. a.), sollte durch Verlegen der Schnur hinter das zweite Abdominalsegment diese Fehlerquelle ausgeschaltet werden.

Nachdem Vorversuche gezeigt hatten, dass weder im zeitlichen noch im numerischen Auftreten der Metamorphose Unterschiede entstehen, ob die Larven viel oder gar keine Nahrung erhalten, wurden für die Schnürungen nur Tiere verwendet, die seit dem Einbringen nie gefüttert worden waren, also einen leeren Darm hatten. Dadurch sollten innere Infektionen vermieden werden, die bei einem eventuellen Zerreissen des Darmes infolge der Schnürung zu befürchten gewesen wären. Bei den Serien II und III war es nötig, die Larven durch Beigabe von Äther ins Wasser leicht zu narkotisieren, nur so war bei den lebhaften Tieren eine genaue Lokalisierung der Schnur möglich. Versuche bei Kontroll-Larven bewiesen, dass die kurze Äthernarkose keinerlei schädliche Einwirkungen hatte und auch die Metamorphose nicht beeinflussen konnte.

Die Folgen der Operation waren anderer Art als bei den Kopfschnürungen, indem sich das weichere Abdomen unterbinden liess, ohne dass Risse in der Intersegmentalhaut entstanden. Trotzdem betrug die Letalität 72%. Besonders nachteilig wirkte sich die Schnürung für die Vorderteile aus. Schon nach wenigen Tagen blähten sie sich stark auf, füllten sich prall mit Flüssigkeit, wurden bewegungslos und gingen schliesslich zugrunde. Die Hinterteile dagegen wurden kaum in Mitleidenschaft gezogen, sie bewahrten ein normales Aussehen und überlebten die Vorderteile oft um viele Tage. Diese Erscheinung dürfte wohl auf zwei Ursachen zurückzuführen sein. Einmal hatte die durch die Schnürung mit herbeigeführte Drosselung des langgestreckten Herzschlauches wohl allerhand Zirkulationsstörungen im Gefolge. Ausserdem aber musste im Vorderteil, welcher durch die Schnur von den im Abdomen gelegenen Malpighi'schen Gefässen abgeschnitten war, mit der Zeit eine Art Urämie entstehen, d. h. eine Anreicherung der Hämolymphe mit Exkretstoffen, die nicht mehr eliminiert werden und so eine schwere physiologische Allgemeinschädigung verursachen konnten.

Die Endergebnisse dieser Serie finden sich in der folgenden Tabelle.

Serie II.

A. Geschnürte Larven			64
1. Vorderteil: Metamorphose (1 nicht geschlüpfte Puppe). Hinterteil: larval. *Schnürung 5 oder mehr Tage vor Metamorphosebeginn.*	6	(28%)	16
2. Vorderteil: Metamorphose (1 nicht geschlüpfte Puppe). Hinterteil: Tracheenretraktion, verspätet. *Schnürung 1 bis 5 Tage vor Metamorphosebeginn.*	6		
3. Vorderteil: Metamorphose (1 nicht geschlüpfte Puppe). Hinterteil: Kiemenretraktion, verspätet. *Schnürung am Tage des Metamorphosebeginns.*	6		
4. Vorderteil / Hinterteil: larval (über den zu erwartenden Metamorphosebeginn hinaus). alle eingegangen.		(72%)	46
B. Kontroll-Larven			63
1. Normale Metamorphose		(81%)	51
2. Larval geblieben			3
3. Eingegangen			(9)

Unter A.4 sind die schon erwähnten 46 Larven aufgeführt, deren stark geschädigte Vorderteile nach etwa 8—20 Tagen, deren Hinterteile nach 15—25 Tagen eingegangen sind. Bemerkenswert ist dabei aber noch, dass keine einzige dieser Larven irgendwelche Metamorphoseanzeichen gezeigt hat, obschon sie grösstenteils den Zeitpunkt überlebten, zu dem bei den übrigen Geschnürten und bei den Kontroll-Larven die Metamorphose schon überall im Gang

war. Dieser hohe Prozentsatz von Verwandlungsunfähigkeit muss hier, im Gegensatz zu Serie I A.5, in irgendeinem Zusammenhang mit der Schnürung stehen, da sich diesmal die meisten Kontroll-Larven (B.1 = 81 %) ohne Schwierigkeiten metamorphosierten. Es ist nun wohl denkbar, dass die erwähnte physiologische Allgemeinstörung bei diesen Versuchstieren nicht nur letztendlich den Tod herbeiführte, sondern vielleicht schon vorher die für eine normale Metamorphose notwendigen inneren Bedingungen nicht aufkommen liess.

Besonders interessieren nun die 16 in A.1—3 aufgeführten Fälle. Dort ist im Vorderteil stets die Metamorphose in Gang gekommen und normal weitergediehen bis zum Tage, an dem die Tiere eingingen. In A.1, 2 und 3 erreichte sie in je einem Falle das Stadium eines fertigen Puppenvorderteils, der jedoch vor dem Schlüpfen eingegangen ist, oder gerade noch die Larvenhaut sprengen konnte. Im Gegensatz dazu ist in den sechs Fällen A.1 der Hinterteil völlig larval geblieben, war also, unabhängig vom Vorderteil, nicht imstande sich zu verwandeln (Abb. 3).

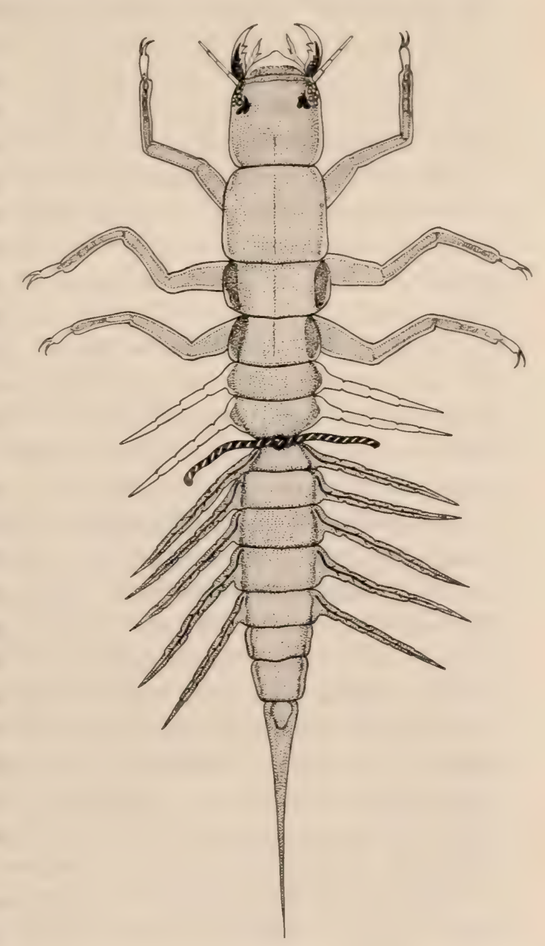


Abb. 3.

Resultat einer Schnürung zwischen dem zweiten und dritten Abdominalsegment.
7 Tage vor Metamorphosebeginn (Tabelle, Serie II A.1).
Vorderteil = schlüpfbereite Puppe.
Hinterteil = larval.

Auffallenderweise handelt es sich nun hier jedesmal um Larven, die 5 oder mehr Tage vor Metamorphosebeginn geschnürt worden sind. Die zwölf in A.2 und 3 aufgeführten Fälle zeigen, dass die völlige Verhinderung der Metamorphose im Hinterteil nur dann möglich ist, wenn die Schnürung mindestens 5 Tage vor Metamorphosebeginn vorgenommen wird. Wurde später geschnürt, so konnte das Abdomen einen mehr oder weniger weit reichenden Anlauf zur Metamorphose nehmen, blieb dann aber in Teilverpuppung auf halbem Wege stehen (Tracheenretraktion bis Kiemenretraktion, entsprechend der Abb. 1 *a* und *b*), auch wenn es noch tagelang weiterlebte. Ausserdem konnte bei A.2 und 3 regelmässig ein „Nachhinken" der abdominalen Metamorphose beobachtet werden, d. h. ein verspätetes oder gleichzeitiges Eintreten der Metamorphose im Hinterteil gegenüber dem Vorderteil, was im Gegensatz steht zum oben beschriebenen Normalverlauf der Metamorphose (vergl. S. 227 und Abb. 1 *a*—*c*).

Diese Beobachtungen, kombiniert mit den Resultaten der Kopfschnürungen, deuten zunächst auf eine Abhängigkeit des Kopfes und des hintern Abdomens vom Thorax und von den beiden ersten Abdominalsegmenten hin. Die in den Ergebnissen der Serie II A.2 und 3 zum Ausdruck kommenden Abstufungen im Metamorphosegrad, der jeweils bei mehr oder weniger späten Schnürungen noch erreicht werden kann, sowie das Nachhinken dieser Teilverpuppungen, legen den Gedanken an bestimmte stoffliche Einwirkungen nahe. Es scheint, dass sich irgendwo zwischen Prothorax und Abdominalsegment 2 eine „Emissionszone" befindet, wo etwa vom 5. oder 4. Tag vor Metamorphosebeginn an ein Wirkstoff produziert wird, der die ganze Verpuppung in Gang bringt und speziell auch für die Abhebung und Retraktion der verpuppungsreif gewordenen Gewebe verantwortlich ist. Erfolgt die Schnürung nachdem die Emissionszone schon aktiv geworden ist, so sind bereits Spuren des Wirkstoffs im isolierten Teil (hinteres Abdomen) enthalten und ermöglichen dort je nach Quantität mehr oder weniger weitgehende Teilverpuppung. Die Wirkung dieses Stoffes wäre etwa zu vergleichen mit derjenigen des Thyroxins in der Amphibienmetamorphose, denn auch dort können durch Dosierungen des Wirkstoffs und durch Einwirkung

auf bestimmten Stadien ganz ähnliche stationär bleibende Teilmetamorphosen erreicht werden (GASCHE 1940). Auf einen Vergleich mit den von KÜHN und PIEPHO 1936 und 1938 bei *Ephestia* erhaltenen Teilverpuppungen muss in dieser vorläufigen Mitteilung verzichtet werden.

Im Anschluss an diese Deutung der Resultate muss nun noch zwei Einwänden begegnet werden, die eventuell erhoben werden könnten. Bedenkt man nämlich, dass in Serie II 72% der geschnürten Larven wohl infolge physiologischer Allgemeinstörung zugrunde gegangen, aber auch larval geblieben sind, so könnte die Auffassung vertreten werden, dass auch die bei den übrigen 16 Geschnürten beobachteten Erscheinungen, wie das Larvalbleiben und die Teilverpuppung des Hinterteils, lediglich mit dieser sekundären, operativ bedingten Schädigung in Verbindung zu bringen seien. Dem muss aber entgegengehalten werden, dass sich bei jenen 16 Versuchstieren ja gerade die vor allem in Mitleidenschaft gezogenen Vorderteile normal verwandelten, während die fast störungsfreien, den Vorderteil meist überlebenden Abdomina völlig oder teilweise unfähig waren zu metamorphosieren. In ähnlicher Weise könnte für die Kopfabschnürungen geltend gemacht werden, dass das Larvalbleiben isolierter Köpfe ebensogut durch die Drosselung der Tracheenversorgung (vom 1. Abdominalkiemenpaar her), d. h. durch Sauerstoffmangel erklärt werden könnte (vergl. S. 232-233). Was die Kopfschnürungen anbelangt, so kann diese Argumentation nicht widerlegt werden. Dagegen wären ihnen die analogen Resultate der Abdomenschnürungen (Serie II A.1) entgegenzuhalten. Dort werden ja die isolierten Abdomina durch die Tracheenkiemen ausgiebig mit Sauerstoff versorgt (Abb. 3) und vermögen sich trotzdem nicht zu verwandeln. Man kommt somit zum Schluss, dass die in den vorausgehenden Versuchen beobachteten Metamorphosehemmungen weder durch Allgemeinschädigung, noch durch Sauerstoffmangel befriedigend erklärt werden können und dass die Annahme einer physiologischen Abhängigkeit der Kopf- und Abdominalmetamorphose vom Thorax zurecht bestehen muss.

Serie III: Schnürungen auf der Grenze zwischen Thorax und Abdomen.

Es wurden total 61 Tiere nach derselben Operationstechnik wie in Serie II geschnürt, nur dass diesmal die Schnur zwischen das Brustsegment III und das Hinterleibsegment 1 gelegt wurde. Die folgende Tabelle enthält wieder die Endergebnisse.

Serie III.

A. Geschnürte Larven			61
1. Vorderteil: Augenabhebung. Hinterteil: Kiemenretraktion bis 4. oder 3. Kiemsegm., verspätet. *Schnürung vor dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn.*	6	(16%)	10
2. Vorderteil: Augenabhebung, Puppen-Mandibeln. Hinterteil: Kiemenretraktion fertig, verspätet. *Schnürung nach dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn.*	4		
3. Vorderteil larval (über den zu erwartenden Metamorphosebeginn hinaus). Hinterteil alle eingegangen.		(84%)	51
B. Kontroll-Larven (dieselben wie Serie II)			63
1. Normale Metamorphose		(81%)	51
2. Larval geblieben			3
3. Eingegangen			(9)

Die Kontroll-Larven der Serie II gelten auch für Serie III, da sie aus demselben Fang stammen. Die Letalität war erwartungsgemäss noch höher als in Serie II, da sich zu den vorher erwähnten Blähungserscheinungen jetzt auch noch die Nachteile der Tracheendrosselung zwischen Abdominalsegment 1 und dem Vorderteil hinzugesellten. Es sind dementsprechend 51 der 61 geschnürten

Tiere (d. h. 84% A.3) eingegangen, wieder ohne irgendwelche Metamorphose-Symptome gezeigt zu haben. Hiefür sind dieselben Deutungen zulässig, wie sie weiter oben gegeben worden sind.

Aufschlussreich ist nun aber das Verhalten der übrigen 10 Geschnürten (16%), indem nämlich diesmal in allen Fällen vor und hinter der Schnur Metamorphose eintrat, jedoch stets nur Teilverpuppung. Wiederum hängt der Grad dieser auf halbem Wege stehengebliebenen Verwandlung ab vom Zeitpunkt der Schnürung. Wird vor dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn geschnürt, so verharrt die Metamorphose des Vorderteils auf dem relativ frühen Stadium der Augenabhebung, diejenige des Hinterteils auf dem Stadium einer Kiemenretraktion, die bis ins 4. oder höchstens 3. Segment fortschreiten kann (A.1). Wird die Schnürung nach dem 5. Tag vor Metamorphosebeginn vollzogen, so gedeiht die Verwandlung etwas weiter, indem nun im Vorderteil die Puppenmandibeln und wohl auch die Puppenbeine weitgehend zur Ausbildung kommen, während im Hinterteil die Kiemen völlig retrahiert werden können (A.2). Auch hier wird in allen 10 Fällen ein Nachhinken der Metamorphose im Abdomen festgestellt, in gewissen Fällen sogar um einige Tage.

Zieht man die Ergebnisse der Serie II in Betracht, so bringen die 10 Larven der Serie III hiezu eine wertvolle Ergänzung. Es scheint, dass diesmal die — im Einzelnen noch unbekannte — Emissionszone des Wirkstoffes mit der Schnur in zwei Hälften getrennt und vielleicht dabei teilweise zerstört worden ist. Wird die Schnürung spät, d. h. zu einer Zeit vollzogen, wo bereits Wirkstoff an den Körper abgegeben worden ist, so genügen die von der halbierten Emissionszone abgegebenen weitern Mengen, um die Metamorphosevorgänge noch fast bis zur Vollendung ablaufen zu lassen (A.2). Wird aber die besagte Zone entzweigeschnürt, bevor sie aktiv geworden ist, so kann sie ihrer Aufgabe nicht mehr voll gerecht werden (A.1). Der Grund für dieses Versagen nach der Schnürung braucht nicht rein quantitativer Natur zu sein (Konzentrationseffekt, Hadorn 1937). Da durch die Operation wohl auch der Herzschlauch ziemlich weitgehend ausser Funktion gesetzt wird, dürfte schon rein funktionell die Wirkstoff-Verteilung von der Emissionszone aus beträchtlich gestört sein.

Fassen wir die Schlussfolgerungen, die sich aus den drei Schnürungsserien ergeben, zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Etwa 5 Tage vor Metamorphose-Beginn wird im Körper der *Sialis*-Larve eine Emissionszone aktiv und gibt einen Wirkstoff ab, der für die Verwandlung der Larve zur Puppe notwendig ist. (Über die 2. Verwandlungsperiode der Puppe zur Imago geben diese Versuche keinen Aufschluss.)

2. Die Emission dieses Stoffes hat im Gefolge:

a) Die Loslösung der Epidermis vom Larvenpanzer;

b) den autolytischen Abbau larvaler Organe (Kiementracheen, Kiemenhypodermis-Schläuche, Larvenbeine, usw.);

c) wahrscheinlich auch den Aufbau pupaler Organe (Antennen, Flügel, Beine, Stigmenhöcker, usw.).

Es scheint sich also um einen die Verpuppung ganz allgemein fördernden Stoff zu handeln, im Gegensatz zu dem von WIGGELSWORTH (1936) für *Rhodnius* beschriebenen Hemmstoff, der von den *corpora allata* [1] produziert wird. Aus *b*) und *c*) geht hervor, dass die Wirkung dieses Stoffes auch umfassender sein dürfte als das von FRÄNKEL (1935) und HADORN (1937) entdeckte Inkret der Ringdrüse, von welchem die Pupariumbildung der Fliegen gesteuert wird. Wieweit sich der *Sialis*-Wirkstoff mit dem von KÜHN und PIEPHO (1936, 1938) bei *Ephestia* und von BODENSTEIN (1938) bei *Drosophila* festgestellten Verpuppungshormon vergleichen lässt, ist beim heutigen Stand unserer Untersuchungen vorläufig nicht zu entscheiden.

3. Was die Wirkungsdauer des besagten Stoffes anbelangt, so scheint es, dass er nicht nur die Aufgabe hat, den ersten Anstoss zur Metamorphose zu geben, sondern dass er während Tagen aktiv sein muss, wenn die Verpuppung zu Ende geführt werden soll. Wird die Einwirkung frühzeitig unterbunden, so entstehen Teilverpuppungen.

---

[1] Wir haben im Kopf der *Sialis*-Larve *corpora allata* noch nicht sicher feststellen können, doch sollen nach NABERT (1913) bei den Megalopteren *(Chrysopa)* solche vorhanden sein. Die Resultate der Serie I deuten darauf hin, dass, wenn solche existieren, ihre Funktion jedenfalls nicht mit derjenigen bei Wanzen verglichen werden kann, indem nach Kopfschnürungen nie etwa eine Beschleunigung im Hinterteil festgestellt werden konnte.

4. Eine genaue Lokalisierung der Emissionszone ist noch nicht möglich, doch deuten vor allem die Resultate der Serie III darauf hin, dass sie etwa im Metathorax und im ersten Abdominalsegment zu suchen sein wird.

LITERATURVERZEICHNIS

1938. Bodenstein, D. *Untersuchungen zum Metamorphoseproblem I (Kombinierte Schnürungs- und Transplantationsversuche an Drosophila).* Roux' Archiv 137, 474-505.

1935. Du Bois, A. M. und Geigy, R. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria L.* Rev. Suisse de Zool. 42, 169-248.

1935. Fränkel, G. *A Hormone causing Pupation in the Blowfly Calliphora erythrocephala.* Proc. roy. Soc. London 118.

1937. Fukuda, Soichi. *Note préliminaire sur la transformation de la peau larvaire en puparium chez les larves de Sturmia sericariae.* Proc. imp. Acad. (Tokyo) 13, 114-116.

1940. Gasche, P. *Beeinflussung der Umwandlungsgeschwindigkeit von Salamandra salamandra L.* Rev. Suisse de Zool. 47.

1937. Geigy, R. *Beobachtungen über die Metamorphose von Sialis lutaria L.* Mitteilungen Schweiz. Entomol. Ges. 17, 144-157.

1940. Geigy, R. und Ochsé, W. *Schnürungsversuche an Larven von Sialis lutaria L.* Rev. Suisse de Zool. 47, 193-194.

1937. Hadorn, E. *Hormonale Kontrolle der Pupariumbildung bei Fliegen.* Naturwissenschaften, H. 42.

1936. Kühn, A. und Piepho, H. *Über hormonale Wirkungen bei der Verpuppung der Schmetterlinge.* Ges. Wiss. Göttingen, Nachdr. a. d. Biol. 2, 141-154.

1938. Kühn, A. und Piepho, H. *Die Reaktionen der Hypodermis und der Versonschen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei Ephestia kühniella Z.* Biol. Zentralblatt 58, 12-51.

1913. Nabert, A. *Die Corpora allata der Insekten.* Ztschr. Wiss. Zool., 104, 181-358.

1936. Wiggelsworth, V. B. *The Function of the Corpus Allatum in the Growth and Reproduction of Rhodnius prolixus (Hemiptera).* Quart. J. Micros. Sci. 79 I, 91-121.

Tome 47, n° 16. — Août 1940

Die Neuropteren der Umgebung von Basel

von

Willy EGLIN

(Basel).

Mit 6 Textabbildungen und 9 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Die Zoogeographie Basels verdient ganz spezielle Aufmerksamkeit. Einmal liegt unsere Stadt am Übergang vom schmalen Hochrheintal zur breiten oberrheinischen Tiefebene und hat neben den Urgesteinsgebieten von Schwarzwald und Vogesen zugleich auch kalkig-tonigen Untergrund im Jura und in den Randhügeln der Rheinebene. Zweitens gewährt die zwischen Vogesen und Jura gelegene Burgunder Pforte zahlreichen südlichen Elementen Einlass ins Gebiet, wo wir uns demnach in einem Zentrum der Faunenmischung befinden. Gewisse Pflanzen- und Faunenelemente sind sogar durch das Donautal aus dem Südosten hieher gelangt. All das sind Tatsachen, auf die bereits durch die Arbeiten von Zschokke und seiner Schule hingewiesen worden ist (200).

Bei der Beurteilung solcher zoogeographischer Fragen ist nun eine Bestandesaufnahme und die genaue Kenntnis der einzelnen Tiergruppen ein wesentliches Erfordernis. Wenn schon aus einzelnen Analysen von Faunen und Faunenbestandteilen wichtige Schlüsse gezogen worden sind, so wird es doch immer notwendig sein, solche zoogeographischen Hypothesen und Spekulationen an Hand eingehender Studien über einzelne, weniger erforschte Tiergruppen kritisch zu beleuchten oder zu vervollständigen. Unter den Insekten machen sich nun die Lücken in der Kenntnis unserer Faunenzusammensetzung besonders schwer fühlbar. Aus diesem Grunde schon lohnt es sich für jeden Entomologen, aus dem überaus reichen Insektenbestande irgendeine der weniger bekannten Gruppen zu einem genauen Studium herauszugreifen, um so, Baustein auf Baustein, zu einer faunistischen und zoogeographischen Analyse des Gebietes beizutragen. Unter den Insektengruppen unserer Gegend stellen uns nun die Neuropteren infolge ihrer relativ geringen Artenzahl vor eine besonders dankbare Aufgabe. Einerseits ist ihr Auftreten und ihre Verteilung im Gebiete sozusagen unbekannt. Wohl finden wir in gelegentlichen faunistischen Arbeiten, sei es über xerophile Faunen oder aber über die Tierwelt der Gewässer, die eine oder andere Art erwähnt. Sobald wir aber

auf die Gesamtheit der Formen zurückgreifen wollen, sind wir darauf angewiesen, die wenigen schweizerischen Arbeiten oder die ausländische Literatur zu Rate zu ziehen. Bei einer faunistischen Überarbeitung erfassen wir also nicht nur die Faunistik der engern Umgebung, sondern werden imstande sein, bei der lückenhaften Kenntnis der Gruppe, zugleich einen wesentlichen Beitrag zur Faunenkenntnis der Schweiz im allgemeinen liefern zu können. Zweitens gestattet hier die geringe Artenzahl zugleich ein weitgehendes Verfolgen biologischer Einzelheiten und Vorgänge, wie dies bei der Bearbeitung grösserer Insektengruppen, z. B. der Coleopteren, Hymenopteren oder Lepidopteren, kaum möglich wäre.

So wird es denn bei einer solchen Bearbeitung möglich sein, bestehende Lücken in weitgehendem Masse auszufüllen und uns über die nackten systematisch-faunistischen Tatsachen hinweg das so überaus anziehende Gebiet der Lebensweise der verschiedenen Formen zu erschliessen. Immerhin erfordert eine biologische Erfassung der einzelnen Gruppen auch bei den Neuropteren ein Studium, das sich nur auf grosse Erfahrung stützen kann und sich über eine weite Zeitspanne erstrecken muss. Währenddem die vorliegende Studie nach dem vorgezeichneten Plane wohl ein ziemlich vollständig umrissenes Bild des Auftretens und der Verteilung der Formen in unserem Gebiete geben kann, stellt der biologisch-ökologische Teil nurmehr einen Torso dar, in welchem versucht wird, all die verschiedenen, im Laufe der Zeit aus Experiment und direkter Beobachtung gewonnenen Resultate niederzulegen und zusammenzufassen.

Die vorliegende Arbeit entstand in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel, in den Jahren 1934-38, unter der Leitung von Herrn Prof. E. Handschin, dem ich hier für seine gründliche und zweckmässige Anleitung, wie auch für seine vielseitige Unterstützung meinen herzlichsten Dank ausspreche. Ebenso bin ich Herrn Prof. A. Portmann für seine mannigfaltigen Anregungen und das ständige Interesse für meine Studien sehr verbunden. Den Herren Prof. Geigy, Dr. Hediger, Dr. Keiser, sowie meinem Freunde, Herrn Dr. Max Moor, bin ich für ihre stete Diskussionsbereitschaft sehr dankbar. Herr Dr. Moor konnte mir vor allem manche Anregungen und Auskünfte auf botanischem Gebiete geben. Zahlreiche Tierproben und Beobachtungen wurden mir von meinen Studien-

kameraden in freundlicher Weise übermittelt, wie mich auch einige Herren der Entomologenvereine Basel und Mülhausen durch Überlassung von Fundobjekten oder durch mündlichen Bericht in meiner Arbeit unterstützt haben. Die Herren Dr. GASCHE und Dr. GERBER waren mir bei photographischen Aufnahmen behilflich, und Herr PARAVICINI in Arlesheim gestattete mir in zuvorkommender Weise die Benützung seiner reichen Privatbibliothek. All den genannten Herren bin ich für ihre Hilfsbereitschaft zu grossem Dank verpflichtet.

Ursprünglich enthielt diese Arbeit noch einen dritten Teil, der sich speziell mit der Morphologie und Biologie der Raphidien und Myrmeleoniden befasste. Um einen zu grossen Umfang der Studie zu vermeiden, wurde nun dieser letzte Abschnitt als Separatarbeit veröffentlicht (Verh. Basler Naturf. Ges., Band 50, 1939 (33 *b*) [1]. Diese Aufteilung der Dissertation erfolgte mit spezieller Bewilligung der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel.

---

[1] Ebenso sahen wir uns bei der Drucklegung genötigt, einige Kapitel des biolog.-ökolog. Teiles (Häufigkeit, Flugzeit, Ueberwinterung, Parasiten) für separate Publikationen zurückzubehalten.

HISTORISCHES

Wer auf die bisherige Kenntnis der Neuropterenfauna der Schweiz zurückgreifen will, wird als als erstes zuverlässiges Hilfsmittel die bibliographische Zusammenstellung von STECK 1926 in der „Fauna helvetica" (168) zu Rate ziehen, in der die gesamte entomologische Literatur der Schweiz von 1634 bis 1900 erwähnt wird.

Danach sind die ersten Angaben über Neuropteren, die sich wissenschaftlich verwerten lassen, bei SULZER zu finden. In seinem 1761 in Zürich erschienenen Werke „die Kennzeichen der Insekten" (180) bildet er auch Neuropteren ab, die zum Teil an Hand der zusätzlichen Beschreibung ihre Artzugehörigkeit erkennen lassen:

Raphidia spec. *(Raph. ophiopsis)* [1].
Chrysopa spec. *(Hemerobius ?)*.
Euroleon nostras Fourcr. *(Hemerobius formicaleo)*.

Schon etwas umfangreicher ist die Artkenntnis von FUESSLIN 1775 (42) in seinem „Verzeichnis der ihm bekannten schweizerischen Insekten", worin schon sieben Neuropteren erwähnt und abgebildet werden. Zur einzigen, bei SULZER eindeutig bestimmbaren Art kommen folgende Formen hinzu:

Sialis lutaria L. *(Hemerobius lutarius)*.
Raphidia ophiopsis L. ? *(Raph. ophiopsis)*.
Osmylus chrysops L. *(Hemerobius chrysops)*.
Drepanepteryx phalaenoides L. *(Hem. phal.)*.
Ascalaphus libelluloides Schäff. *(Myrmeleon libell.)*.

1776 beschreibt SULZER (181) in „Dr. SULZERS abgekürzte Geschichte der Insekten" ungefähr dieselben Arten wie FUESSLIN, mit dem Unterschied, dass er den *Ascalaphus* als *Myrmeleon barbarum* L. bezeichnet.

Auch ROEMER (149) erwähnt 1789 in seinen „Genera insectorum Linnaei et Fabricii" genau die gleichen Spezies wie SULZER und verwendet sogar dieselben Tafeln.

---

[1] Die in () gesetzten Namen entsprechen denjenigen der betr. Autoren.

Zu gleicher Zeit veröffentlicht de Razoumowsky (144) seine „Histoire naturelle du Jorat...“, aus der neben schon bekannten Arten nur *Myrmeleon formicarius* L. *(M. formicarium)* als Neuerwerb zu buchen ist. Sein *Hemerobius laurifoliaeformis* weist klar auf *Drepanepteryx phalaenoides* L. hin.

Eindeutig erkennbare Angaben finden sich sodann in der vorzüglich illustrierten Sammlung „Insekten der Schweiz“ von Labram und Imhoff aus den Jahren 1836-42 (73). Wir können daraus die bisherige Artenliste ergänzen durch:

Raphidia notata Fbr.
Chrysopa carnea Steph. *(Hemerobius perla)*,

wobei zu bemerken ist, dass letztere Art sehr wahrscheinlich schon in den unbestimmten Angaben der früheren Autoren enthalten ist.

Das Verzeichnis der schweizerischen Gymnognathen von Bremi-Wolf, Zürich 1846 (21), war in der Schweiz nicht zu erhalten. Offenbar handelt es sich um handschriftliche Aufzeichnungen, die ev. mit seiner Sammlung an Hagen übergegangen sind, der in einer Arbeit auch diesen Schweizer Neuropterologen anführt (51, S. 230). Danach waren Bremi noch eine Anzahl weiterer Netzflügler aus der Schweiz bekannt:

Raphidia major Brm.
Micromus angulatus Steph. *(Hemerobius aphidivorus)*.
Micromus variegatus Fbr. *(Hem. varieg.)*.
Hemerobius micans Oliv.
Sisyra fuscata Fbr.
Chrysopa perla L. *(Chrys. chrysops)*.
Chrysopa ciliata Wesm. ? *(Chrys. alba)*.
Nathanica capitata Fbr. *(Chrysopa capitata)*.

Nach Mjöberg 1910 (121) ist der Zusammenstellung von Bremi-Wolf noch *Psectra diptera* Brm. anzufügen. Dieses Tier scheint von Schneider in Breslau bestimmt worden zu sein, dessen Sammlung es auch einverleibt wurde. Diese Umstände werden daran schuld sein, dass *Psectra* für die Schweizer Neuropterenfauna von Meyer-Dür und Schoch übersehen worden ist.

1871 fügt Dietrich seinen „Beiträgen zur Kenntnis der im Kanton Zürich einheimischen Insekten *(Neuroptera)*“ auch eine Sammelliste von Walliserfunden bei (29). Er unterscheidet unter

anderem bereits vier Arten von Schweizer Raphidien, indem er *R. ratzeburgi* Brau. *(R. schneideri)* und *Raph. flavipes* Stein *(baetica)* erstmals erwähnt. Weitere Neumeldungen sind:

Hemerobius contumax Tjed. ? *(Hem. punctatus).*
Chrysopa prasina Brm.
— *abbreviata* Curt.
— *septempunctata* Wesm.
Nineta vittata Wesm. *(Chrysopa vitt.).*
Ascalaphus longicornis L.

Alle diese Autoren waren die Vorarbeiter für Meyer-Dür (120), der 1875 als erster die Gesamtheit der Schweizer Neuropteren bearbeitet hat. Meyer-Dür gibt auch wertvolle Hinweise auf Flugzeit und Fundort, sowie kleinere biologische Einzelheiten. Seine „Neuropteren der Schweiz" dienten dann 1885/87 Schoch (157) als Grundlage für die „Neuroptera Helvetiae" in der Fauna insectorum Helvetiae. Diese beiden Arbeiten ihrerseits bilden den faunistischen Ausgangspunkt für die vorliegende Dissertation, sodass hier ein zahlenmässiger Vergleich der damaligen Artkenntnisse mit den heutigen Erfahrungen gerechtfertigt erscheint (Tab. 1).

Tabelle 1.

Zahlenmässiger Vergleich der Artkenntnisse von Meyer-Dür, Schoch *und* Eglin.

	Schweiz		
	1875 Meyer-Dür	1887 Schoch	1938 Eglin
Megaloptera (*Sialid.* + *Raphid.*) .	9	9	**11**
Neuroptera (s. str.)	35	46	**68**
Total *Neuropteroidea*	44	55	**79**

Seit Schoch fand nun keine umfassende Neubearbeitung der Schweizer Neuropteren mehr statt, abgesehen von der Familie der *Myrmeleonidae*, die durch Steck 1918 (167) eine Neuorientierung erhielt. Es existieren hingegen verschiedene kleine Literaturangaben über den Fund der einen oder andern, z. T. neuen Art. So

vor allem Mitteilungen von Frey-Gessner 1905 (41), Liniger 1887 (88), MacLachlan (95; 96; 97; 98; 99; 104; 106—108), Mosely 1933 (125) und Schoch 1880/1890 (156; 158). Eine Menge einzelner Angaben über gelegentliche Funde von Neuropteren, speziell in hydrobiologischen Arbeiten, behandeln in der Regel immer das Auffinden der gewöhnlichsten Arten. Sie bilden im wesentlichen wohl Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung solcher Formen, stellen hingegen keine allgemeine Erweiterung der Kenntnis unserer Neuropterenfauna dar [1]. Nur wenige Schweizer Autoren haben sich speziell mit Neuropteren beschäftigt (Dubois 1935/36 (32; 31), Geigy 1935/37 (45; 44), Naville-Beaumont 1933/1936 (134;135), Standfuss 1910 (166), Stäger 1923/25 (160; 161; 162; 163; 164)).

Die ersten neuropterologischen Angaben aus dem Gebiete von Basel stammen von L. A. Burckhardt, der 1814 (24) in Band 11 (Basel) der „Gemälde der Schweiz" sechs Netzflügler erwähnt:

Sialis nigra Latr. = *Sialis* spec.
Rhaphidia notata F.
Osmylus maculatus Latr. = *O. chrysops* L.
Hemerobius lutescens F. = ?
— *capitatus* F. = *Nathanica capitata* F.
Ascalaphus italicus F. = *A. libelluloides* Schäff.

Allerdings stammt ja die Sammlung der „Insekten der Schweiz" von Labram/Imhoff, 1836 (73), auch von Basel, sodass sich Burckhardt ev. auf dieses Werk gestützt haben mag.

Während aus der nähern Umgebung keine weitern Mitteilungen erschienen sind, ist im benachbarten Elsass und Baden die Neuropterenfauna besser bekannt geworden. Schon Baldner beschreibt 1666 in seinem von Lauterborn 1903 (85) herausgegebenen „Vogel-, Fisch- und Tierbuch des Strassburger Fischers..." den Feuerstecher (= *Sialis lutaria* L.) aus der elsässischen Rheinebene. Vor allem aber geben uns die Reiseberichte des unermüdlichen MacLachlan Aufschluss über die Neuropteren von Schwarzwald und Vogesen (100—102). Alle übrigen Notizen aus dem

[1] Baumberger 1904 (4), Bornhauser 1912 (6), Geijskes 1935 (46), Güntert 1921 (48), Handschin 1919 (55), Huber 1916 (59), Kleiber 1911 (67), Mauvais 1927 (109), Obermayer 1922 (137), Ris 1894 (148), Steinmann 1907 (170), Stirnimann 1926 (172), Stoll 1901 (176), Thomas 1889 (182), Zschokke 1900 (199).

elsässischen Gebiet sind von untergeordneter Bedeutung (61; 70; 136). Zahlreicher und auch zum Teil neueren Datums sind die Literaturvermerke aus dem deutschen Nachbargebiet. Hier wurden besonders die Umgebung der Universitätsstadt Freiburg i./Br. und der Kaiserstuhl genauer untersucht (38; 70; 87). Neben LAUTERBORNS Beobachtungen aus dem Gebiete des Oberrheins verdient der prächtigen Ausstattung wegen vor allem die Monographie „Der Kaiserstuhl“ von LAIS u. a. besondere Beachtung. Hier hat STROHM die bis 1933 im Gebiet beobachteten Neuropteren notiert (178).

Auch mit dieser historischen Übersicht der Neuropterenliteratur mag die Notwendigkeit gezeigt sein, speziell die Fauna der so überaus reich gegliederten Umgebung Basels und des Jura gründlich zu bearbeiten.

MATERIAL UND TECHNIK

Das Material zur vorliegenden Arbeit wurde auf zahlreichen Exkursionen durch das ganze Sammelgebiet in den Jahren 1934—37 zusammengetragen. Dazu hatte ich Gelegenheit, die Sammlung meines Lehrers, Herrn Prof. HANDSCHIN, einzusehen, der mir auch die Sammlungen LINIGER, LEUTHARDT und STECK des Basler Museums zugänglich machte. Wie schon erwähnt, haben mir auch Entomologen und Studienkameraden reichlich Material zugetragen.

Da es für die Untersuchung dringend notwendig war, eine Übersicht über die Neuropterenfauna der ganzen Schweiz zu erhalten, wurden einzelne Entomologen und Museen um Zusendung ihrer Neuropterensammlungen ersucht. Überaus zuvorkommend haben uns die meisten derselben ihr ganzes Material zur Verfügung gestellt. Besonderen Dank schulden wir so den Leitern der Museen Aarau, Bern, Chur, Freiburg i./Sch., Genf, Lausanne, Neuenburg, Schaffhausen, Solothurn und E. T. H. Zürich, deren ganze Neuropterenbestände revidiert werden konnten. Ferner waren die Tiere aus dem Unterwallis überaus wertvoll, die uns freundlicherweise von Dr. CERUTTI in Martigny als Sammelausbeute der letzten Jahre übermittelt wurden. Ohne dieses überaus reiche Material, das uns so vorlag, wäre eine kritische Überarbeitung und Behandlung systematischer Fragen, die sich auf unsere Gegend beziehen, nicht möglich gewesen. Denn nur so konnten z. B. seltene Arten in grösserer Anzahl gesehen werden. Es ist mir deshalb hier eine angenehme Pflicht, all den genannten Personen und Institutsvorstehern den herzlichsten Dank auszusprechen. Eine spezielle Verarbeitung des ganzen Materials ist für eine Gesamtrevision der Schweizer Neuropteren in Aussicht genommen. Eine vorläufige, diesbezügliche Mitteilung ist bereits erschienen (33).

Da zu Beginn der Arbeit über den Umfang der Basler Neuropterenfauna nur wenig bekannt war, lag es nahe, zunächst rein faunistische Exkursionen auszuführen. So wurden die verschiedensten Gelände- und Vegetationsformen zu allen Jahreszeiten abgesucht, um ein möglichst vielseitiges Material eintragen zu können und ein Bild über die Phänologie der Formen zu erhalten.

Wenn auch all diese Fänge genau protokolliert wurden, so war doch ein gleichzeitiges genaues Erfassen von biologischen und ökologischen Details unmöglich, was nachträglich vor allem bei seltenen Formen mit Bedauern festgestellt werden musste. In den beiden letzten Fangjahren (1936/37) kamen dann zu diesen rein faunistischen Streifzügen auch solche Exkursionen, die eine besondere Art oder einen speziellen Ort genauer analysieren sollten, die also mehr intensiv als extensiv ausfielen.

Bei jeder Tiergruppe wird diejenige Fangmethode am erfolgreichsten sein, die der biologisch-ökologischen Eigenart der Formen am besten Rechnung trägt. Während die ortsgebundenen und wenig beweglichen Stadien — Eier, Kokons und gewisse Larven — selbstverständlich auch bei den Neuropteren an den geeigneten Stellen aufgespürt und von Hand gesammelt werden müssen, kommen für den Fang der Imagines drei prinzipiell verschiedene Fangarten zur Anwendung. Die eine beruht auf dem Fang der aufgescheuchten Tiere in der Luft. Die andere macht sich eine Gewohnheit mancher Imagines (Hemerobiiden, gelegentlich auch Chrysopiden) zu Nutze, nämlich die, dass sich diese Tiere bei Störung tot stellen und fallen lassen. Man braucht also nur, wie das Killington 1936 (66) empfiehlt, die Baumzweige zu klopfen und die fallenden Tiere in einem bereitgehaltenen Schirm aufzufangen. Mit dieser zweiten Methode erwischt man zugleich die Larven, währenddem diese sonst besonders gekätschert werden müssen. Killington bemerkt immerhin, dass neben dem Klopfschirm ein Netz für den Fang der wegfliegenden Formen sehr dienlich sei. Auf meinen Exkursionen kam an Stelle des Klopfschirmes ein kräftiges, weites Schmetterlingsnetz (Odermatt, 4-teilig) zur Anwendung, mit dem Baumzweige, Gebüsch und Kräuter tüchtig abgestreift wurden. Neben Larven konnten so auch manche Imagines überrascht werden, die sonst ev. in höhere Teile des Baumes hätten entfliehen können (z. B. *Chrysopa gracilis* Schn., *Chrys. dorsalis* Brm.). Dieses Streifen erwies sich vor allem dann als einzige Fangmöglichkeit, wenn die untersten Äste, z. B. der Föhren, sehr hoch hingen und eine allfällig wegfliegende Imago in der Luft unerreichbar gewesen wäre. Flog dann beim Streifen des Gebüsches dennoch ein Tier auf, so konnte dasselbe Fanggerät auch für den Luftfang verwendet werden. Die dritte Fangart besteht im Lichtfang und ist natürlich nur für die Nacht- und Dämmerungstiere zu verwenden. Sie wurde in unserem Gebiet

nur in kleinem Umfange betrieben, da sich der Tagfang als ergiebiger erwies und keine automatisch registrierenden Lichtreusen zur Verfügung standen, wie sie in England durch WILLIAMS u. a. (192) verwendet wurden. Durch die Klopfmethode werden ja auch die nächtlich fliegenden Tiere aus ihren Ruheplätzen aufgescheucht und können so tagsüber leicht gefangen werden.

Um eine eindeutige Etikettierung zu ermöglichen und die Tiere zu Zuchtzwecken einbringen zu können, wurden kleine und grosse Glastuben mit Wattepfropfen oder Korken als Transportbehälter verwendet (Masse: 6 resp. 10 cm lang und 1½ resp. 2 cm quer). Je nach Fangumständen kamen die Tiere einzeln oder in Fundortsgruppen lebend in diese Tuben.

Ebensolche Behälter dienten im Labor als Zuchtgefässe, z. B. für alle Coniopterygiden, Hemerobiiden und die kleineren Chrysopiden. Grössere Formen, vor allem auch die Myrmeleoniden und Ascalaphiden, aber auch Raphidiiden und Osmyliden, kamen in Einmachgläser (Durchmesser ca. 10 cm) oder gar in Flugkäfige aus Drahtgeflecht. Die Wasserformen und ihre erwachsenen Larven wurden in kleinen Aquarien gehalten und zur Entwicklung gebracht. Dabei wurden die Larven ihrer kannibalischen Instinkte wegen möglichst isoliert.

Das Belegmaterial wurde teils genadelt und teils in Alkohol aufbewahrt. Eine vollständige Belegsammlung wurde der Neuropterensammlung des Basler Museums angegliedert.

In der Bestimmung hielt ich mich vorwiegend an die Tabellen von STITZ, 1927, in BROHMERS „Tierwelt Mitteleuropas" (174), die für jede Arbeit mit der Gruppe eine unumgängliche Grundlage darstellen. Für schwierigere Arten wurden sodann auch die verschiedenen Monographien verwendet, wie z. B. NAVAS 1915 (129) für die Chrysopiden. Es gelingt heute aber noch nicht restlos, die Larven artenreicher Gattungen und Familien (z. B. *Raphidiidae*, *Hemerobiidae*) einwandfrei zu unterscheiden. So beschränkt sich auch die Larvendetermination der einschlägigen Bestimmungsliteratur auf die Ermittlung der Familienzugehörigkeit. Seit WITHYCOMBE 1922 (193) hat die Larvenbeschreibung keine wesentlichen Fortschritte erzielt, und seine Figuren sind denn auch vielfach übernommen worden. Wir finden sie unter anderem in der handlichen „Danmarks Fauna" von ESBEN-PETERSEN 1929 (36) und in der prächtigen „Monographie der britischen Neuroptera" von KILLINGTON 1936/37 (66).

EXKURSIONSGEBIET

Unser Exkursionsgebiet erstreckt sich von den Höhen des Juras im Süden bis in die Rheinebene im Norden. Politisch betrachtet besteht es in der Hauptsache aus den Kantonen Baselstadt und -land, abgerundet durch Teile der angrenzenden Kantone Aargau, Bern und Solothurn, sowie durch die ausländischen Nachbarzonen Badens und des Elsasses.

Die landschaftlichen Einheiten unserer Umgebung, die für diese Studie von Bedeutung sind, sollen im folgenden kurz charakterisiert werden. Eine ausführliche allgemeine Darstellung findet sich in BURCKHARDTS Heimatkunde 1925-33 (23), der auch die klimatischen Angaben des Gebietes zu entnehmen sind.

Die Rheinebene (ca. 200—250 m ü. M.) verbreitert sich nördlich von Basel trichterförmig, um sich dann unterhalb Mülhausen in der eigentlichen oberrheinischen Tiefebene zwischen Schwarzwald und Vogesen als breite Schotterfläche hinzuziehen. Im Regenschatten der Vogesen gelegen, ist sie relativ trocken (Colmar 530 mm und Basel ca. 800 mm jährlicher Niederschlag). In der nähern Umgebung von Basel ist die Ebene gekennzeichnet durch den Wechsel von intensiv bebauten Gemüsezonen und unberührten Flächen mit Trockenrasen und verlassenen Schottergruben. Kleine Baumgruppen und Hecken begleiten die immer spärlicher werdenden Altwasserläufe, Fischweiher und trägen Kanäle des korrigierten Rheines und bilden so einen günstigen Aufenthaltsort für bestimmte Chrysopiden und Hemerobiiden. Im Norden ist die Ebene von einheitlichem Mischlaubwald, der Elsässerhard, bestanden. Als Ausläufer der Rheinebene können wir die Schotterfläche des untern Birstales mit der Reinacherheide hier einbeziehen.

Zwischen den nördlichsten Ausläufern des Faltenjura einerseits, Vogesensüdrand und Rheinebene andererseits, schiebt sich das wellige Sundgauer Hügelland ein (ca. 300—415 m ü. M.). Es ist von einer mächtigen, oberflächlich entkalkten Lös-

schicht (Lösslehm) bedeckt und ist neben dem Tafeljura die landwirtschaftlich best genutzte Zone unserer Umgebung. Die Allschwiler Höhe und das Bruderholz bieten mit ihren Mischwaldbezirken gute Entwicklungsmöglichkeiten für Waldneuropteren. Künstliche Wasserlöcher im Lösslehm und Septarienton, alte Feuerweiher und kleine Bäche enthalten die allgemein bekannten Wasserformen, wie die beiden *Sialis*arten und *Osmylus*.

Der Tafeljura (rund 600—900 m ü. M.) ist geologisches Bindeglied zwischen dem gefalteten Jura im Süden und dem Urgesteinsgebirge des Schwarzwaldes im Norden, rein landschaftlich auch Übergang vom Hochjura zum Hügelland und zur Rheinebene. Die zum Teil recht ausgedehnten Tafeln (z. B. Gempenplateau) fallen in steilen Flühen in die verschiedenen Täler ab. Die vielen Mittelgebirgsbäche beherbergen eine reiche Wasserfauna, wie sie zuletzt in der trefflichen Arbeit von GEIJSKES 1935 (46) am Beispiel des Rösernbaches dargestellt wurde. Neuropterologisch interessant sind vor allem die bewaldeten Talhänge unterhalb der Kalkwände und der Wald oder die Obstbäume der Hochflächen. Diese letztern werden an verkehrsfernen Orten zum Teil wenig gepflegt, was die Entfaltung einer reichen Rindenfauna begünstigt.

Das rechtsrheinische Gebiet um Bettingen, zum Dinkelberg gehörend, rechnen wir der Einfachheit halber auch in diese landschaftliche Einheit.

Der Faltenjura, der sich in unserer Gegend bis zu 1200 m aufschwingt (Passwang und Hohe Winde, je 1207 m), zieht sich in mehreren westost gerichteten Ketten dahin, wodurch der Expositionsgegensatz in der Nordsüdrichtung stark hervortritt. Die Südhänge tragen die so charakteristischen Juraweiden, und die südexponierten Waldränder dieser Bergseite weisen mit ihren Föhren *(Pinus)* und Steineichen (*Quercus sessiliflora* Salisb.) auf wärmeliebende Neuropteren hin. Ganz anders die Nordseiten. Hier finden sich, im Gegensatz auch zum Tafeljura, grössere Hänge mit einheitlichem Tannenwald (*Abies alba* Mill.). Da stellen sich nun auch solche Formen ein, die den Nadelbäumen der tiefern Zonen fehlten. Wasserneuropteren sind in diesem mehr oder weniger wasserarmen Kalkgebiet nur spärlich vertreten, fehlen aber nicht ganz (*Sialis* im Bogental, am Passwang). Der Jurasüdfuss, gegen das Mittelland hin, zeigt mancherorts ganz extrem

xerothermen Charakter. Von uns aus wurden speziell die Trockenhänge ob Egerkingen (Solothurn) aufgesucht, wo Föhren *(Pinus)* und Eichen (*Quercus sessiliflora* Salisb. und *pubescens* Willd.) das Bild beherrschen. Der Höhenlage entsprechend gehört diese Stelle, sowie der Schweizer Blauen als niedrigste Jurakette im Norden, bereits zu einer niedrigeren Höhenstufe, weshalb beide Orte in der später folgenden Übersichtstabelle (Tab. 4) dem Tafeljura angereiht wurden.

Die trockenen Kalkhügel am Rande der Rheinebene vermitteln den Übergang zu den kristallinen Mittelgebirgen von Schwarzwald und Vogesen. Auf der badischen Seite reichen sie bis Basel, sind aber nur am Isteinerklotz und am Tüllingerhügel besucht worden. Wegen Grenzwegsperre musste der Hornfelsen ob Grenzach gemieden werden. Im Elsass beginnt diese Randzone erst unterhalb Mülhausen. Wie im Badischen zeichnet sie sich auch hier durch Weinbau aus.

Eine ähnliche Zusammensetzung, wenigstens in der Neuropterenfauna, scheint nach der Literatur der Kaiserstuhl bei Freiburg i./Br. zu haben (84). Dieses schon weitgehend eingeebnete Vulkangebiet wurde zur Ergänzung ebenfalls in die Übersicht (Tab. 4) einbezogen.

Die Fauna der beiden letztgenannten Gebiete zeigt grosse Anklänge an die des Wallis, allgemein an die mediterrane Zone, und trägt vorwiegend xerophilen Charakter *(Mantis religiosa)*. Weite Flächen werden von beweidetem Trockenrasen eingenommen und sind in den Frühsommermonaten das Dorado der schönen Schmetterlingshafte *(Ascalaphus)*.

Obwohl die beiden Mittelgebirge Schwarzwald und Vogesen nicht mehr zum eigentlichen Exkursionsgebiet gehören, habe ich sie zu Vergleichszwecken mit dem Hochjura und zur Abrundung des faunistischen Bildes in die Diskussion einbezogen. Ihrer Höhenlage gemäss (Feldberg 1480 m; Grand Ballon 1420 m) übertreffen sie sogar den Basler Jura. Obschon sehr wenige Eigenfunde vorhanden sind (so gut wie keine vom Schwarzwald, 3—4 Exkursionsausbeuten aus den Südvogesen), kann doch mit Hilfe verschiedener Faunenlisten der Literatur ein recht gutes Faunenbild zum Vergleich mit dem eigentlichen Sammelgebiet erhalten werden.

Die Pflanzendecke wechselt im Gebiet ihre Zusammen-

setzung je nach Höhenlage, geologischem Untergrund und Exposition. Allerdings wird es durch die landwirtschaftliche Trivialisierung schwer, eine Übersicht über die komplizierten Verhältnisse der durch den Menschen veränderten Oberfläche zu gewinnen. Die meisten fruchtbaren und leicht bebaubaren Böden sind gerodet worden, namentlich im Sundgauer Hügelland und auf den Hochflächen des Tafeljura, sowie in den tonigen Tälchen und Tälern des ganzen Juragebietes.

Da der Wald für Aufenthalt und Entwicklung vieler Neuropteren von grösster Bedeutung ist, sei hier eine kurze Übersicht über seine Ausbildung in der Basler Gegend gegeben. Die Fundangaben des Faunenkataloges können dann besser eingeschätzt und mit anderweitigen Verhältnissen verglichen werden.

Die Jurahänge werden im allgemeinen von Buchenwald *(Fagus)* eingenommen, in welchen Tannen *(Abies)* und Bergahorne (*Acer pseudoplatanus* L.) eingestreut sind. Die Tannen treten erst in den obern Lagen und im westlichen Jura stärker hervor. In den Schluchten sind Eschen *(Fraxinus)* und Bergahorne *(Acer pseud.)*, of tauch Linden *(Tilia)* und Ulmen *(Ulmus)*, die Waldbildner.

In der Ebene und im Sundgauer Hügelland herrschen Stieleichen (*Quercus robur* L.) und Hainbuchen (*Carpinus betulus* L.) auf trockener bis mittelfeuchter Unterlage. Auf feuchten, wasserundurchlässigen Böden, z. B. als Begleiter der Bäche und Flüsschen, stocken Erlen *(Alnus)*, Weiden *(Salix)* und Eschen *(Fraxinus)*. Hier entfalten auch zahlreiche Stauden ein üppiges Krautgewirr, während sonst die Strauchschicht fast ausschliesslich den Waldrand auszeichnet. Nur in jungen oder lockern Waldbeständen vermag sie bis ins Innere vorzudringen. Der dicht bestandene Forst ist für den Neuropterenfang auch aus dem Grunde nicht sonderlich geeignet, da sein Stangenholz erst in unerreichbarer Höhe belaubt ist.

Die Fichte *(Picea)* tritt nur in künstlichen Forsten bestandbildend auf (z. B. Gempenplateau, Blauen), kommt aber im Buchenwald nicht selten als Einzelbaum natürlich vor.

Warme, trockene Jurahänge, sowie die Kalkvorhügel von Schwarzwald und Vogesen, tragen einen lockern Eichenniederwald (*Quercus sessiliflora* Salisb.) mit trockenheitsliebenden Sträuchern, wie Hasel *(Corylus)*, Schneeball *(Viburnum)*,

Mehlbeerbaum (*Sorbus aria* Crantz), Hornstrauch *(Cornus)*, Liguster *(Ligustrum)* und verschiedene Dornsträucher.

Auf exponierten Kalkfelsköpfen finden wir kleine Föhrenkolonien *(Pinus)* mit einer ähnlichen Strauchschicht, wie sie der Eichenbuschwald der Trockenhänge zeigt. Eine ähnliche Zusammensetzung in Baum- und Strauchschicht wiederholt sich an sonnigen Waldrändern, die auch im Hügelland durch Föhren *(Pinus)* und Eichen (*Quercus sessiliflora* Salisb.) ausgezeichnet sind.

Birke *(Betula)* und Lärche *(Larix)* fehlen im Gebiet fast vollständig.

Während wir also im Basler Jura vorwiegend Laubbäume als Waldbildner antreffen, sind der Schwarzwald und ein Teil der Vogesen durch den Reichtum an Tannenwäldern gekennzeichnet. Es ist deshalb nicht zu verwundern, dass MacLachlan (100—102) hier die spezifischen Nadelwaldbewohner (vor allem *Hemerobius contumax* Tjed. und *Nineta pallida* Schn., aber auch *Hem. atrifrons* M'L., *Wesmaelius quadrifasciatus* Reut. und *Nathanica capitata* F.) häufiger angetroffen hat, als anderswo!

Die Ausbildung von Hecken, mit Hasel *(Corylus)*, Holder *(Sambucus)* und andern Beerensträuchern *(Cornus, Prunus spinosa)* ist vor allem für die Rheinebene und das Hügelland typisch. Auch im Jura finden wir gelegentlich solche Hecken, oder aber kleine Feldgehölze.

Die krautige Pflanzendecke weist bei uns zwei voneinander wesentlich verschiedene Ausbildungen auf: einerseits treffen wir die mit Obstbäumen bestandenen Mähwiesen der Kulturzone und andererseits die Trockenrasen der Juraweiden *(Mesobrometum* [1]*)* oder der Rheinebene *(Xerobrometum* [1]*)*. Diese Trockenrasen und -halden sind diejenigen Lokalitäten, an denen besonders die Xerothermfauna zur Entwicklung kommt, eine Faunula, die also vorwiegend als kulturfeindlich zu bezeichnen ist.

Da im faunistischen Teil verschiedene Fundorte genannt werden müssen, sind die wichtigsten von ihnen auf einer Übersichtskarte des Sammelgebietes angegeben worden. Ein alphabetisches Namenregister (Tab. 2) ermöglicht das raschere Auffinden der nach Landschaftseinheiten nummerierten Lokalitäten.

---

[1] Nach mündlicher Mitteilung von Dr. M. Moor.

Übersichtskarte des Exkursionsgebietes zur Auffindung der angegebenen Fundorte (Namenverzeichnis auf S. 261).

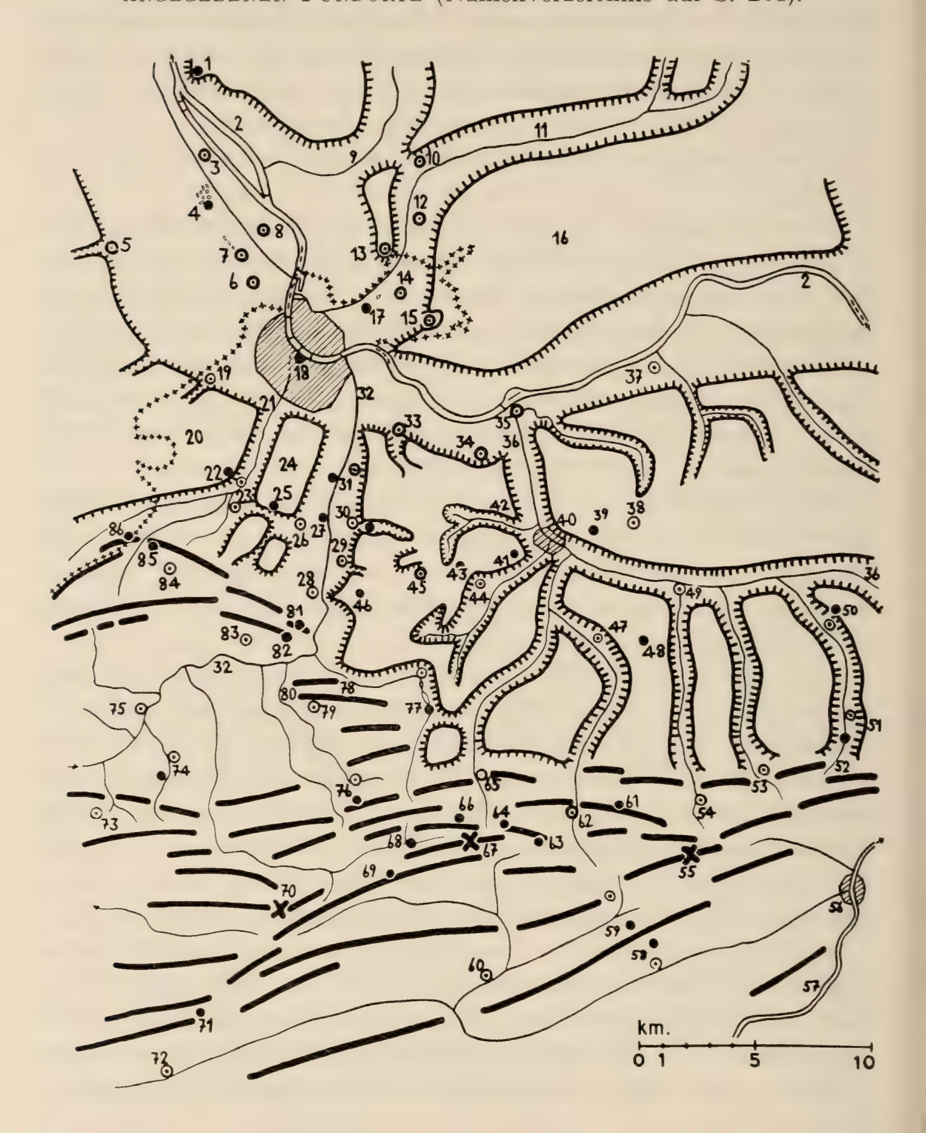


TABELLE 2.

Alphabetisches Namenverzeichnis zur Übersichtskarte.

Aare	57
Aesch	28
Augst	35
Allschwil (-er Wald)	19
Allschwiler Höhe	20
Arlesheim (Weiher)	30
Bärschwil	73
Balstal	60
Bechburg	59
Beinwilberg	69
Bettingen	15
Birs	32
Birsig	21
Blotzheim (Elsass)	5
Bölchenfluh (1102 m)	55
Bogental	68
Bruderholz	24
Bürtenfluh	66
Dinkelberg (Baden)	16
Dornach	29
Egerkingen	58
Eggfluh	82
Eital	52
Eptingen	54
Ergolz	36
Gempen	45
Gerstelfluh	61
Hersberg	38
Himmelried	79
Hofstetten	84
Hofstetter Köpfli	85
Hohe Winde (1207 m)	70
Isteinerklotz (Baden)	1
Käppelirain	25
Kander (Baden)	9
Kasteltal	80
Kellenköpfli	64
Kellenberg	63
Kleinprobstberg	71
Läufelfingen	53
Landskron (Elsass)	86
Lange Erlen	17
Laufen	75
Liestal	40
Lörrach (Baden)	12
Michelfelden (Elsass)	7
Münchenstein (Wald)	31
Muttenz	33
Nenzlingen	83
Neudorf (Elsass)	8
Nuglar	44
Nunningen	76
Neuweg (Elsass)	4
Oberwil	22
Olten	56
Passwang (1207 m)	67
Pelzmühletal	78
Pfeffinger Schlossberg	81
Pratteln	34
Ramlinsburg	47
Rehhag	61
Reigoldswil	65
Reinach	26
Reinacherheide	27
Rhein	2
Rheinfelden	37
Riehen	14
Röserntal	42
Rötteln (Baden)	10
Rosenau (Elsass)	3
St. Louis (Elsass)	6
Schleifenberg	39
Seewen	77
Sichtern	41
Sissach	49
Tecknau	50
Therwil	23
Tiefental	46
Tüllingen (Baden)	13
Tüllinger Hügel	13
Wahlen	74
Waldenburg	62
Welschenrohr	72
Wiese	11
Zeglingen	51
Z.A.B. (Zoologische Anstalt Basel)	18
Zunzgerberg	37

KARTENZEICHEN:

○	Ortschaft
●	Fundort (ausserorts)
★	Gipfel
++++	Landesgrenzen
═══	Bergketten
┬┬┬┬┬	Bergtafeln

A. SYSTEMATISCH-FAUNISTISCHER TEIL

1. Zur Systematik der Neuropteren.

Was die systematische Abgrenzung der Neuropteren in der heutigen Literatur anbetrifft, finden wir trotz verschiedenen Deutungen doch die gemeinsame Tendenz, die drei Formeinheiten der *Sialidae*, *Raphidiidae* und *Planipennia* (*Neuroptera* s. str.) in engere Beziehungen zueinander zu bringen. Sie werden als Überordnung der *Neuropteroidea* andern Verwandschaftskreisen gegenübergestellt. Dabei ist HANDLIRSCH 1908 (53) der Auffassung, dass die drei erwähnten Einheiten als gesonderte Ordnungen zu betrachten seien, wogegen TILLYARD 1918 (183, S. 269) die Verschmelzung von Sialiden und Raphidiiden (auf Grund des Flügelgeäders) zu einer einheitlichen Ordnung vorschlägt, die er *Megaloptera* nennt. Auch WITHYCOMBE 1924 (197) äussert sich zugunsten letzterer Ansicht. Die eigenen Studien und der Einblick in die Gruppe haben mich zur Annahme der TILLYARD'schen Auffassung gebracht.

Demnach würde sich die Überordnung der *Neuropteroidea* in die zwei Ordnungen *Megaloptera* und *Neuroptera* gliedern. Zu den *Megaloptera* gehören die wohl differenzierten Familien *Sialidae* und *Raphidiidae*. Demgegenüber sind die zahlreichen Familien der Ordnung *Neuroptera* von augenfälliger Einheitlichkeit, einer Einheitlichkeit, die schon von vielen Autoren, zuletzt in ausgezeichneter Weise von KILLINGTON 1936 (66), betont wurde. Das auffallendste gemeinsame Merkmal sind die Saugzangen der Larven.

Die phylogenetischen Zusammenhänge sind noch zu wenig abgeklärt, als dass eine befriedigende Darstellung gegeben werden könnte. Wohl sind schon lange die Verwandtschaften einiger Familien bekannt: *Osmylidae* und *Sisyridae; Hemerobiidae* und *Chrysopidae; Myrmeleonidae* und *Ascalaphidae*. Ebenso ist schon immer die Sonderstellung der *Coniopterygidae* betont worden. Die verschiedenen Darstellungen stimmen aber in der Anordnung dieser Familien untereinander nicht überein. Meines Erachtens ist die Ansicht WITHYCOMBES 1924 (197) am einleuchtendsten, wonach die *Coniopterygidae* als ursprüngliche Familie an den Anfang und die *Myrmeleonidae* und *Ascalaphidae* als die am höchsten entwikkelten und spezialisierten Formen an den Schluss der *Neuroptera*

gestellt werden müssen. Diese Reihenfolge wird denn auch von KILLINGTON 1936 (66) aufgenommen. Bei STITZ 1927 (174) sind die Familien wohl aus technischen Gründen anders angeordnet.

2. Faunenkatalog.

In der systematischen Anordnung folge ich, wie schon erwähnt, im wesentlichen KILLINGTON 1936 (66). Wo Differenzen in der Artauffassung entstehen könnten, wurden die alten Namen von MEYER-DÜR 1875 (120) und SCHOCH 1885 (157) als Synonyme angeführt, um damit speziell Bezug und Stellung zu den Formen in der schweizerischen Neuropterenliteratur zu nehmen. Ebenso sind die Unterschiede zur Benennung bei STITZ 1927 (174) angegeben. Hingegen konnte auf ein vollständiges Synonymverzeichnis verzichtet werden, da die bestehenden Monographien dieser Pflicht schon ausreichend Genüge leisten.

Bei der Fundortangabe wurde jeweilen diejenige von Basel und Umgebung vorangestellt. Dabei wurden auch die aus Literatur und Eigenbeobachtung bekannt gewordenen Funde der weiteren Umgebung (Rheinebene unterhalb Mülhausen, Vogesen, Schwarzwald und Kaiserstuhl) berücksichtigt. Die in Klammern angeführten Arten sind ausschliesslich in diesen ferner liegenden Landschaftsteilen, d. h. ausserhalb des eigentlichen Exkursionsgebietes, aufgefunden worden. Sie sind aber der Vollständigkeit halber dennoch hier angeführt, da es nicht ausgeschlossen scheint, dass dieselben gelegentlich noch näher bei Basel angetroffen werden. Dann folgen die Funde aus der Schweiz (S) und endlich Angaben über die allgemeine Verbreitung der Arten (V) und die aus Literatur und Eigenbeobachtung bekannt gewordenen Parasiten (P).

Es ist selbstverständlich, dass im Laufe der Zeit dieser Basler Katalog noch ergänzt werden kann, da besonders beim Fang seltener Arten der Zufall eine zu grosse Rolle spielt. Immerhin wird doch durch diese Arbeit ein wesentlicher Beitrag zur Kenntnis der Neuropteren in Basels Umgebung, wie auch der ganzen Schweiz, geleistet sein.

Ordnung **Megaloptera.**

Familie Sialidae.

Genus *Sialis* Latreille 1810.

Sialis lutaria (Linné 1758).

= *Sialis flavilatera* aut.

Nach der Diagnose Linnés (89, S. 550: „*Hemerobius* niger, alis albidis striatis albo maculatis.“) ist zwar *Hemerobius lutarius* unmöglich eine *Sialis*, wie u. a. Kolbe 1880 (71) mit Nachdruck betont und darzulegen versucht. Linné zitiert aber Roesels Abbildung einer *Sialis* (150). Da zudem in der Linné'schen Sammlung in London eine *Sialis* mit der Etikette „*Hemerobius lutarius*“ stecken soll (nach Kolbe 1880 (71, S. 351), muss dieser Name dominieren; es sei denn, dass die Diagnose für eine Benennung allein entscheidend ist.

E:[1] Fehlt an eigentlichen Bächen und im Rhein, ist aber an stehenden und träge fliessenden Gewässern überall sehr häufig. IV—VI [2]. Z. B. Lange Erlen bei Basel, Bogentalseeli am Passwang (Jura); Rosenau, usw. (Elsass); Etang de Sewen (Vogesen).

S:[1] Allgemein verbreitet und häufig. Mittelland bis Alpen, auch in der Südschweiz; max. Höhe 2388 m, am Flüelasee, nach Zschokke 1900 (199).

V:[1] Europa: Lappland—Spanien; England—Russland. Asien: Sibirien (nach Brauer 1876 (19)).

P:[1] *Trichogrammidae: Trichogramma semblidis* Auriv.
— *evanescens* Westw. (32).

Sialis fuliginosa Pictet 1836.

Diese Art wurde vielfach mit *lutaria* verwechselt. Dies dürfte auch bei Kleiber 1911 (67) der Fall sein, der *fuliginosa* aus den Torfmooren des Jungholzes (Baden) angibt. Da die Larven von *S. fuliginosa* in unserem Gebiet nirgends in so extrem sauerstoffarmen, stehenden Gewässern vorkommen, dürfte es sich bei obiger Angabe um *Sialis lutaria* handeln.

---

[1] E = Exkursionsgebiet, S = übrige Schweiz, V = allg. Verbreitung, P = Parasiten (Literatur).
[2] Flugzeit.

E: An allen Mittelgebirgsbächen, nie aber in der Rheinebene oder in stehenden Gewässern gefunden. Wo beide Arten im selben Bachsystem vorkommen (z. B. Seewen, Sol.; Bogental, Passwang), sind sie oekologisch scharf getrennt (siehe S. 339). *Fuliginosa* erscheint stets ca. 2—3 Wochen später als *lutaria*, ist auch weniger häufig. V—VI (VIII). Z. B. Dorenbach (Allschwilerwald); Röserntal; Kastel- und Pelzmühletal, Schachental (Laufen), Bärschwilertal, Lützeltal; Eital (Zeglingen); Bogental (Passwang); Schloss Rötteln (Baden).

S: Mit Ausnahme der Südschweiz in allen Landesteilen; in den Alpen bis max. 1700 m, Trübsee (Mus. Bern).

V: Europa: Lappland—Spanien; England—Polen; Asien: Kleinasien; Nordamerika: Californien (nach DAVIS 1903 (27), S. 449).

P: *Trichogrammidae: Trichogramma semblidis* Auriv.

Familie RAPHIDIIDAE.

Genus *Raphidia* Linné 1735.

Raphidia ratzeburgi Brauer 1876.

= *R. schneideri* Meyer-Dür 1875 (120), Schoch 1885 (157).

E: Nur in einem Exemplar am Bölchen (Baselland), ca. 1100 m, 20.6.36 gefangen (H. GISIN leg.). Die Art wird von MACLACHLAN 1885 (101) auch aus den Vogesen gemeldet; ein weiteres Tier stammt aus dem Berner Jura (coll. CERUTTI, 5.7.35).

S: Scheint in der übrigen Schweiz, in den Alpen vorab an *Larix*, *Pinus* und *Abies*, etwas häufiger zu sein. Max. ca. 1200 m bei Klosters (Graub.), nach MEYER-DÜR 1875 (120). IV—IX.

V: Bisher nur aus Mitteleuropa bekannt: Deutschland—Norditalien, Holland—Galizien. Sie fehlt z. B. in England, Nordeuropa und im Mittelmeergebiet.

Raphidia major Burmeister 1839.

= *R. notata* Meyer-Dür 1875 (120), Schoch 1885 (157).

Nach SCHOCHS kurzer Beschreibung passt seine *R. laticeps* am besten hieher. Diese Art fällt ja besonders durch den nach hinten meist etwas verbreiterten, fast quadratischen Kopf auf. Die ursprüngliche *R. laticeps* Wallengren hat allerdings verschiedene Auslegungen erfahren. ALBARDA 1891 (1) stellt sie als Synonym zu *R. major* Brm., während Bo TJEDER 1937 (187), nach gründlicher Revision der schwedischen Kamelhalsfliegen, zur Überzeu-

gung gekommen ist, dass es sich lediglich um eine breitköpfige Varietät der *R. notata* F. handeln müsse.

E: Nicht sehr häufig. V—VI. 1 Männchen, 13.6.35, am Hofstetterköpfli (Flüh, Sol.), *Pinus*; 1 Weibchen, 5.5.36, bei Lutterbach (Elsass, c. DENNINGER); ca. 6 überwinternde Larven aus Borke von *Fraxinus*, Tugmatt (Nuglar, Sol., 6.2.38). Nach MCLACHLAN 1885 (101) auch in den Südvogesen und nach FISCHER 1851 (38) bei Freiburg i. Br. gefangen worden.

S: Vorwiegend im Mittelland und Wallis. V—VII. Max. Höhe in den Alpen: 1200 m, Gadmen (Bern).

V: Dänemark—Südösterreich, Holland bis Jugoslavien; fehlt in England, Nord- und Südeuropa.

(*Raphidia ophiopsis* Linné 1758).

In der Schweizer Neuropterenliteratur existiert dieser Name eigentlich von Anfang an. Die Beschreibungen sind indes oft so allgemein gehalten, dass sie z. B. bei SULZER 1761 (180) und FÜESSLIN 1775 (42) ebensogut auf irgendeine andere Spezies der Gattung *Raphidia* passt.

E: Im Gebiet selbst nicht angetroffen; die nächsten Fundorte im Berner Jura (La Joux) und bei Mülhausen im Elsass (Nonnenbruch, 12.6.29, MARCHAND leg.).

S: Zürich; Wallis; Berner Oberland, z. B. ob Adelboden bei 1900 m, in der Nähe von *Picea excelsa* (M. MOOR leg.).

V: Infolge der Unsicherheit in der Deutung der diesbezüglichen Literaturangaben ist das Verbreitungsgebiet nicht sicher zu umschreiben.
Europa: Lappland—Griechenland, England—Russland; Asien: Syrien, Mesopotamien (ALBARDA 1891 (1)).

Raphidia notata Fabricius 1781.

= *R. media* Meyer-Dür (120), Schoch (157).

Raphidia notata Meyer-Dür ist, wie aus der Beschreibung (120, S. 357) deutlich hervorgeht, synonym mit *R. major* Brm.

E: Die häufigste Raphidienart der Umgebung. Von der Rheinebene bis in die Berglagen. V—VII.
Z. B. 24.5.36, im Kasteltal ob Grellingen (Bern), Strasse;
28.5.37, Wald unterhalb Eggfluh (Baselland; BIEBER leg.);
30.5.34, Ballon d'Alsace (Vogesen; HANDSCHIN leg.);
22.7.37, Lutterbach (Elsass), coll. DENNINGER.

5.1 und 19.2.38, zahlreiche Larven unter und in morscher Borke von Obstbäumen, Munifeld ob Nuglar (Solothurn).

S: Auch in der übrigen Schweiz eine der gemeinsten Arten. In allen Landesteilen, mit Ausnahme der Südschweiz. In den Alpen bis ca. 1600 m (Zermatt) und 1800 m (Oberengadin, nach MEYER-DÜR 1875 (120)) festgestellt. V—VIII. Auf *Larix*, *Abies*, *Pinus cembra*, *Prunus spinosa*.

V: Lappland—Südwestfrankreich und Rumänien; England bis Ungarn, Polen; fehlt in Spanien und Süditalien.

(*Raphidia xanthostigma* Schummel 1832).

Wird von STITZ 1927 als die kleinste Art angegeben (174). In Wirklichkeit ist aber *R. nigricollis* Albarda, die ebenfalls in der BROHMER'schen Fauna enthalten ist, noch kleiner.

E: Nur im erweiterten Exkursionsgebiet festgestellt: 1 Ex. im Steinbachtal (Südvogesen), 9.6.38, auf *Quercus sessiliflora*, M. MOOR leg.; nach FISCHER 1851 (38) auch bei Freiburg i. Br. und bei Villingen (Schwarzwald).

S: Nach MEYER-DÜR 1875 eine der häufigern Arten des Mittellandes. So hat auch STECK bei Bern mehrere Exemplare erbeutet. Max. Höhe in den Alpen bei ca. 1300 m (Schuls, Unterengadin; Mus. Genf). V—VI. Aus dem Jura und der Südschweiz bisher unbekannt.

V: Europa: Lappland—Spanien, England—Südrussland und Griechenland; Asien: Sibirien (BRAUER 1876 (19)).

Ordnung **Neuroptera**.

Familie CONIOPTERYGIDAE.

Genus *Aleuropteryx* Löw 1885.

Aleuropteryx loewei Klapalek 1894.

E: 1 Ex. am 20.6.36, am Jurasüdhang ob Egerkingen (Sol.), von *Pinus silvestris* L. Erstmals für die Schweiz nachgewiesen.

S: In der Sammlung des Museums Bern wurde unter Exemplaren von *Coniopteryx tineiformis* ein weiteres Tier dieser Spezies aufgefunden (No. 491, ohne Fundort).

V: Bisher bekannt aus: Deutschland, Oesterreich, Schweiz und Spanien.

Genus *Helicoconis* Enderlein 1905.

Helicoconis lutea (Wallengren 1871).

E: 14. und 23.6.34, von HANDSCHIN und GEIJSKES in einem Garten Basels schwärmend angetroffen. Von mir in der Ebene und im Hochjura vereinzelt von *Picea* und *Pinus* geklopft. V—VIII. Erstmals für die Schweiz nachgewiesen.

S: Bisher nur im Appenzellerland (10.7.34, Bommenalp, ca. 1200 m, *Picea*) gefangen worden. Darf aber im ganzen Gebiet erwartet werden.

V: Europa: Lappland, Finland—Südösterreich; England; fehlt in Südeuropa. Asien: auch aus Sibirien gemeldet (nach KILLINGTON 1936 (66)).

Genus *Conwentzia* Enderlein 1905.

Das auffallende Gattungsmerkmal der verkleinerten Hinterflügel wird bei STITZ 1927 (174) für zwei Arten, *psociformis* und *pineticola*, angegeben. KILLINGON 1936 (66) glaubt, auf Grund morphologischer Annäherung, letztere nur als Varietät der erstern auffassen zu müssen. Da ich bisher die beiden Formen immer gut trennen konnte und mir keine genauen Genitaluntersuchungen bekannt sind, lasse ich vorläufig beide Arten bestehen.

Conwentzia psociformis (Curtis 1834).

= *Coniopteryx psociformis* Meyer-Dür, Schoch.

E: An Laub- und Nadelholz, Entwicklung auf ersterem sichergestellt *(Quercus, Hedera)*. Sehr häufig, zum Teil schwarmweise, im Rheingarten der Zool. Anstalt angetroffen. Im übrigen Gebiet mehr vereinzelt, im Jura bis 1200 m (Passwang, 6.8.35). IV—IX.

Anlässlich einer Untersuchung von Staubproben aus einer Bureaulampe (6.10.36, Dr. E. GRAETER) wurde die Art in mehreren ausgetrockneten Exemplaren vorgefunden.

S: Im Stadtgebiet von Zürich ebenfalls häufig, sonst noch von Genf und Burgdorf (MEYER-DÜR) bekannt.

V: Schweden, Finland—Spanien, Italien; Schottland, England bis Oesterreich. Asien: Turkestan (BRAUER 1876 (19)). Afrika: Aegypten (nach KILLINGTON 1936 (66)).

P: *Braconidae: Rhizarcha senilis* Nees (66).

Conwentzia pineticola Enderlein 1905.

E: Scheint in der Entwicklung an Nadelbäume *(Picea)* gebunden zu sein. Ist weniger häufig als vorige Art. Erstmals für die Schweiz nachgewiesen:

21.6.35, Käppelirain (bei Therwil, Baselland), *Picea.*
18.5.36, Basel, Garten, *Picea.*

Auch diese Art wurde, mit der vorigen zusammen, im „Staub“ einer Bureaulampe gefunden.

S: 6.7.35, bei Aarburg (Aargau), *Carpinus* in der Nähe von *Picea.*
12.7.34, Bommenalp (Appenzellerberge, ca. 1200 m), *Picea.*

V: Finland bis Spanien; England; keine Angaben aus dem Südosten.

Genus *Coniopteryx* Curtis 1834.

Es ist zur Zeit ungewiss, ob neben den zwei für unser Gebiet angeführten Arten noch eine weitere Spezies vorhanden ist, da bisher die meisten Coniopterygiden dieser Gattung nur nach dem Habitus und dem Flügelgeäder bestimmt wurden. Des grossen Materiales wegen konnte eine durchgehende Genitalbestimmung noch nicht ausgeführt werden, wie es nach Angaben von TJEDER 1931 (184) und KILLINGTON 1936 (66) für dieses Genus unumgänglich ist.

So weist ev. auch die Unterscheidung der beiden vorliegenden Arten aus dem nämlichen Grunde kleine Fehler auf, obwohl sie sich ökologisch insofern unterscheiden, als „*tineiformis*“ zur Entwicklung fast ausnahmslos Laubbäume wählt, während die kleinere und etwas dunklere „*pygmaea*“ ausschliesslich auf Nadelbäumen zu suchen ist.

Coniopteryx tineiformis Curtis 1834.

E: Im ganzen Gebiet, von der Ebene bis auf die Jurahöhen, recht häufig, fehlt hingegen nach MACLACHLAN in den reinen Nadelwaldbezirken von Schwarzwald und Vogesen. V—IX. Vor allem auf *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Corylus*, in Mischwald gelegentlich auch auf *Abies* und *Picea.*

S: Im Mittelland nicht selten; in den Alpen nicht über ca. 1000 m beobachtet worden; auch in der Südschweiz bekannt.

V: Schweden, Finland bis Spanien; England, Schottland—Polen.

Coniopteryx pygmaea Enderlein 1905.

E: Bei uns ebenso häufig wie vorige Art. Vom Stadtgebiet bis hinauf zum Jura. IV—IX. *Abies*, *Picea*, *Pinus*; im Mischwald gelegentlich auf Laubbäumen.

S: Aus der ganzen Schweiz, nördlich und südlich der Alpen, bekannt. In den Alpen auch auf *Larix* häufig.

V: England, Schottland und Schweden bis Spanien.

Genus *Semidalis* Enderlein 1905.

Nach STITZ 1927 (174) mit zwei Arten, die sich aber nach meinen Erfahrungen nicht unterscheiden lassen. Da zudem KILLINGTON 1936 (66) keinerlei morphologische Differenzen in der Genitalarmatur feststellen konnte, schliesse ich mich hier seiner Ansicht an, wonach *Semidalis curtisiana* Endl. als Varietät von *S. aleyrodiformis* (Steph.) aufgefasst wird.

Semidalis aleyrodiformis (Stephens 1836).

= *Coniopteryx aleyrodiformis* Meyer-Dür, Schoch.

E: Sehr häufig, zum Teil in Schwärmen. In erster Linie auf Laubbäumen, vor allem Eiche und Birnspalier, gelegentlich aber auch auf Nadelbäumen. In der Ebene wie im Jura und den tiefern Lagen der Vogesen. IV—IX.

S: Aus allen Teilen des Landes bekannt, in den Alpen jedoch an die grossen Täler gebunden (Wallis). In den Alpensüdtälern auch auf *Castanea*.

V: Europa: Schweden, Finland—Spanien, Südwestfrankreich; Schottland, England—Polen. Nordafrika: Kanarische Inseln (KLINGSTEDT 1936 (69)).

Genus *Parasemidalis* Enderlein 1905.

Parasemidalis annae Enderlein 1905.

E: Eine seltene Coniopterygide; erstmals für die Schweiz nachgewiesen. Nur in 2 Exemplaren an südexponierten Stellen:
11.7.35, Bienental (Liestal, Baselland), *Carpinus*;
2.7.36, Hofstetterköpfli (ob Flüh, Sol.), *Quercus*.

S: Bisher unbekannt.

V: Nur aus wenigen Ländern bekannt: Deutschland, England, Schweiz.

(Familie Mantispidae).

(Genus *Mantispa* Illiger 1798).

(*Mantispa styriaca* (Poda 1761).

= *Raphidia mantispa* Sulzer 1776.
= *Mantispa pagana* Stitz.

E: In der schweizerischen Umgebung von Basel ist die Form bisher noch nicht aufgefunden worden. Sie wurde aber unterhalb Basel, links und rechts des Rheines, sowie im Kaiserstuhl gefangen. Das elsässische Exemplar konnte in einer Insektensammlung in Mülhausen eingesehen werden.

15.6.22, 1 Ex., Kaiserstuhl, Rheindamm bei Burkheim, Gras (Lauterborn 1922 (87)).

6.7.34, 5 Ex., Kaiserstuhl, Achkarrer Schlossberg, an *Pinus* und *Quercus sessiliflora* Salisb. (coll. J. P. Wolf, nach schriftl. Mitteilung vom 17.VII.35).

19.7.36, 1 Ex., Mülhausen, Baldersheim (Elsass), *Quercus* sp., coll. Burglin.

S: Nur einmal in 2 Exemplaren bei Genf gefangen, 17.VII, Satigny (Genève), coll. M. Bedot (Mus. Genf).

V: Europa: Frankreich, Spanien; Deutschland, Schweiz, Oesterreich, Norditalien; Südrussland, Ungarn, Jugoslavien. Asien: Sibirien (Brauer 1876 (19)).

Familie Osmylidae.

Genus *Osmylus* Latreille 1802.

Osmylus chrysops (Linné 1758).

= *O. maculatus* Meyer-Dür, Schoch;
= *O. fulvicephalus* (Scopoli 1763), Killington.

Hemerobius chrysops Linné 1758 ist nach der Diagnose eindeutig eine *Chrysopa (perla ?)*, was Killingon 1936 (66) dazu bewog, den Namen *chrysops* L. zu stürzen. Nun ist aber in der Sammlung Linnés in London ein *Osmylus* mit „*chrysops*“ bezeichnet. Dazu kommt noch der Umstand, dass Linné 1758 (89, S. 549) zu seiner Diagnose die Abbildungen von Réaumur 1737 (145) und Roesel 1755 (150) zitiert, die eindeutig einen *Osmylus* darstellen. Es stehen sich auch hier die Ansichten „Diagnose“ und

„Zitat + Typus“ gegenüber, wie dies schon bei der Bezeichnung von *Sialis lutaria* (L.) (siehe S. 264) erwähnt werden musste.

E: An allen Bächen zu finden, deshalb in vielen hydro-biologischen Arbeiten der Gegend erwähnt oder besprochen (siehe historischer Teil, S. 250).
Ergolz und Nebenflüsse, wie Röserntal; Nebentäler der Birs, wie Bärschwilerbach, Schachental bei Laufen, Arlesheimertal; Sundgaubäche, wie Dorenbach; Vogesen (Sewen). V—VII. Fischer 1851 (38) gibt die Art auch vom Schwarzwald an.

S: Allgemein verbreitet. Zschokke 1900 (199) fand die Larven sogar an den Bächen des Partnunsees im Rhätikon (Graubünden, ca. 1880 m).

V: Schweden bis Spanien, Italien und Griechenland; Schottland, England bis Polen und Russland.

Familie Sisyridae.

Genus *Sisyra* Burmeister 1839.

Sisyra fuscata (Fabricius 1793).

E: Nur an stehenden Gewässern der Rheinebene, aber auch da nicht häufig. Von der schweizerischen Umgebung nur aus der Sammlung Liniger bekannt. MacLachlan 1884-1886 (100-102) nennt diese Art für den Schwarzwald (Titisee, Feldbergsee) und die Vogesen (Gérardmer). Lauterborn 1904 (86) hat ihre Larven an *Spongilla* spec. in einem Altwasser der Rheinebene bei Neuhofen (Baden) gefunden. Allschwilerweiher, Augst (nach Liniger). Blotzheim-Neuweg und Michelfelden (Elsass), Weiher. V—IX.

S: Die wenigen Funde aus der Schweiz stammen aus dem Katzensee (Zürich) und von Münsterlingen (Thurgau). Steinmann 1918 (171, S. 149, 289) fand Larven dieser Art in der Aare ob Aarau.

V: Schweden, Finland bis Spanien; Schottland, England—Polen, Russland.

P: *Pteromalidae: Eupteromalus* spec. (66).

Sisyra terminalis Curtis 1854.

E: Diverse Funde aus Basel; dann vom Arlesheimer Weiher; Michelfelden (Elsass), Fischweiher, zusammen mit der vorigen Art aus uferständigen Robinien und Ulmen gestreift. VI—IX.

MacLachlan 1886 (102) gibt diese Spezies auch vom Titisee (Schwarzwald) an.

Besonders auffällig war aber das massenhafte Auftreten dieser sonst eher seltenen Art am Rhein, vor der Zoolog. Anstalt Basel, wo die Tiere im Juni 1934 und 1935 zu Dutzenden schwärmten oder von den Aesten der wassernahen Hagebuchen *(Carpinus)* und Robinien *(Robinia)* gestreift werden konnten. Im Jahre 1933-34 setzte der Rheinstau unterhalb Basel ein, der ev. einen Einfluss auf die Entwicklungsmöglichkeiten der Wasserlarven gehabt haben könnte; denn in den Folgejahren 1936-37 konnte *Sisyra* nie mehr in der früheren Häufigkeit beobachtet werden. — Die Gelege waren stets an den übers Wasser hängenden Ästen, und zwar massenhaft, zu finden. Eine Aufzucht der Junglarven gelang jedoch nie, und es konnten auch keine Entwicklungsstadien in Natur aufgefunden werden. Ebenso fehlen bis jetzt Angaben über das Auftreten von Süsswasserschwämmen aus der Umgebung der in Betracht kommenden Stromstrecke.

S: Museumsexemplare aus der Schweiz sind mir unbekannt. Der erste und mir allein bekannte Fund stammt aus dem Wallis (coll. MacLachlan) und wird in Schochs Nachträgen zu seinen „Neuroptera helvetica“ 1887 (157, S. 91) zitiert.

V: Schweden—Spanien; scheint in Osteuropa zu fehlen.

Familie Hemerobiidae.

Genus *Micromus* Rambur 1842.

Es ist schon verschiedentlich der Versuch unternommen worden, diese Gattung aufzuspalten. So hat Krüger 1922 (72) jede der drei europäischen Spezies in eine Sondergattung gestellt. Killington 1936 (66) schlägt vor, nur den Typus, *M. variegatus*, in der ursprünglichen Gattung zu belassen, während die beiden andern Arten in die Gattung *Eumicromus* Nakahara eingereiht werden sollen. Wohl ist diese letztere Einteilung habituell gut zu rechtfertigen, indem „*variegatus*“, wie auch Killington betont, schmale Flügel aufweist, wogegen die beiden andern Arten breite, ovale Flügel zeigen. Der Bau der Genitalien spricht aber meines Erachtens gar nicht für diese Zweiteilung der Gattung, was auch nicht aus dem Figurenvergleich bei Killington erhellt. Da für mich diese Frage noch nicht abgeklärt ist, lasse ich vorläufig alle drei Arten in der ursprünglichen Gattung *Micromus*.

Micromus variegatus (Fabricius 1793).

E: Vereinzelt vom V—VIII in der Ebene und den mittleren Höhenlagen des Jura:
z. B. Allschwilerwald, Basel, Munifeld ob Nuglar (Solothurn, Gras unter Eiche), Schleifenberg ob Liestal (Baselland, HANDSCHIN leg.); Rouffach (Vogesenrand, Gras, unter *Castanea*, HANDSCHIN leg.); nach FISCHER 1851 (38) in der Schwarzwaldrandzone bei Freiburg i. Br. selten.

S: Aus der ganzen Schweiz bekannt, z. B. auch aus dem Tessin. Nach MEYER-DÜR 1875 (120) bis ca. 1800 m (Pontresina, Nadelholz).

V: Schweden—Spanien, Sizilien; England.

Micromus angulatus (Stephens 1836).

= *M. villosus* Meyer-Dür, Schoch.

E: In der Ebene und im Tafeljura vom VI—X, an Laubholz und niederer Vegetation; z. B. Lange Erlen bei Basel, Oberwil (LINIGER leg.), Sichternwald bei Liestal (GEIJSKES leg.), Tiefental bei Aesch (SCHWARZ leg.).

MACLACHLAN 1884 (100) hat die Art auch in den Südvogesen gefunden, und FISCHER 1851 (38) erwähnt sie von Freiburg i. Br.

S: Mit Ausnahme der Südschweiz aus dem ganzen Gebiet bekannt; in den Alpen bis max. 1410 m beobachtet (Leukerbad, coll. PAUL); *Pinus*, *Cornus*.

V: Europa: Schweden, Finland—Spanien, Sizilien; England, Schottland—Polen. Nordafrika: Algerien (nach MACLACHLAN 1898 (105)), Madeira (nach KILLINGTON 1936 (66)). Asien: Palästina, Sibirien, Japan (nach KILLINGTON 1936 (66)). Nordamerika: Canada und U.S.A. (nach KILLINGTON 1936 (66)).

Micromus paganus (Linné 1767).

E: Vorwiegend in den Höhenlagen, V/VI—VIII.
z. B. Bechburg (Sol. Jura), LINIGER leg.;
Ballon d'Alsace (Vogesen), HANDSCHIN leg.;
Reigoldswil-Passwang, *Acer* und *Fagus;*
Beinwilberg (Sol. Jura), *Corylus;*
Ramlinsburg-Zunzgerhard ob Sissach, *Quercus.*

S: In der ganzen Schweiz verbreitet, aber immer einzeln. Max. Höhe in den Alpen: ca. 1800 m oberhalb Gadmen (Bern), coll. MEYER-DÜR.

V: Lappland, Finland—Spanien; England, Schottland—Polen, Russland.

Genus *Sympherobius* Banks 1904.

Sympherobius elegans (Stephens 1836).

= *Hemerobius elegans* Meyer-Dür;
= *Mucropalpus elegans* Schoch.

E: Ebene und Tafeljura, VI—VII.
11.6.34, Fischzuchtanstalt Rosenau (Elsass), Weiherrand, *Aesculus;*
18.7.36, Liestal-Ramlinsburg (Baselland), *Pinus;*
3.7.37, Röserntal bei Liestal, *Corylus* am Waldrand.

S: Die Form ist vom Wallis und Mittelland (Meyer-Dür) bekannt, VI—IX, auf Laub- und Nadelholz.
Nach Morton 1914 (124) ist sie z. B. auch von Ris in Rheinau (Zürich) und am Katzensee (Zürich) gefangen worden.

V: Schweden bis Spanien; England bis Polen.

Sympherobius pygmaeus (Rambur 1842).

Von voriger Art durch das blasse Gesicht und die Flügelzeichnung zu unterscheiden (siehe Killington 1937 (66)).

E: Nur einmal am 12.6.36 an südexponierter Stelle, Käppelirain bei Therwil (Baselland), an *Quercus sessiliflora* Salisb. gefangen.

S: Auch im Wallis und Puschlav (Graub., Südtal) nachgewiesen. V—IX. *Quercus.*
Morton 1914 (124) erwähnt diese Spezies erstmals für die Schweiz (coll. Ris, Rheinau, Zürich).

V: Dänemark bis Spanien und Süditalien; England bis Südrussland.

Sympherobius fuscescens (Wallengren 1864).

= *Hemerobius inconspicuus* Schoch;
= *Symph. inconspicuus* Stitz; Handschin/Eglin.

E: Nur an Südlagen des Jura gefunden:
18.6.36, Nunningerberg (Sol. Jura), *Pinus;*
20.6.36, Egerkingen (Sol., Jurasüdhang), *Pinus, Quercus;*
18.7.36, Zunzgerberg ob Sissach (Baselland), *Pinus.*
MacLachlan 1886 (101, 102) nennt die Art für Schwarzwald und Vogesen.

S: Diese wärmeliebende Form war bisher nur aus dem Wallis bekannt, dort auch von *Acer campestre* L. VI—IX.

V: Norwegen bis Spanien; England, Schottland bis Polen.

Sympherobius pellucidus (Walker 1853).

= *Hemerobius pellucidus* Meyer-Dür, Schoch.

E: Aus mittleren Höhenlagen des Jura:

25.5.34 und 26.5.36, Pfeffinger Schlossberg (Baselland), *Fagus, Carpinus;*

18.7.36, Haselberg ob Eptingen (Baselland), *Abies.*

Nach MacLachlan 1884/1886 (101, 100) im Schwarzwald und in den Vogesen.

S: Aus allen Teilen der Schweiz bekannt; am Monte Generoso (Tessin) bis ca. 1200 m; in den Alpen nur im Wallis.

V: Schweden bis Spanien; Schottland, England bis Jugoslavien.

Genus *H e m e r o b i u s* Linné 1758.

Hemerobius nitidulus Fabricius 1777.

= *H. ochraceus* Meyer-Dür 1865 (119).

E: Bei uns bisher ausschliesslich auf *Pinus* gefunden.

13.6.35, Hofstetterköpfli ob Flüh (Sol.), *Pinus;*

9.5.36, Ruine Landskron ob Leimen (Elsass);

27.5.36, Obere Tiefentalfelsen ob Aesch (Solothurn);

18.7.36, Ramlinsburg (Baselland);

2.7.37 und 24.7.36, Reinacherheide bei Reinach (Baselland).

MacLachlan 1885 (101): Vogesen.

S: Bisher vornehmlich aus allen Alpenkantonen bekannt (z. B. Wallis, Graubünden, Bern), wo die Triftalp bei Zermatt mit ca. 2400 m Höhe den höchsten Fundort darstellt.

Meyer-Dür nennt die Form auch aus dem Tessin (Lugano) und dem Berner Mittelland (Burgdorf).

V: Europa: Schweden, Finland bis Spanien; England, Schottland bis Polen, Russland. Asien: Turkestan (nach Brauer 1876 (19)).

Hemerobius micans Olivier 1792.

(incl. var. *fuscinervis* Schneider 1845).

E: In unsern Buchenwäldern die häufigste Hermerobiide. Von der Ebene bis auf die Jurahöhen verbreitet, oft in ganzen Schwärmen auftretend, wobei die Männchen in der Regel als dunkle Varietät (*fuscinervis* Schneider) sofort von den stets blassen Weibchen zu unterscheiden sind. Nach den bisherigen Beobachtungen ist die blasse Färbung für die Männchen unserer Gegend geradezu eine Seltenheit im Verhältnis zur dunklen Varietät *fuscinervis* Schneider,

sodass man fast von einem lokalen Sexualdimorphismus sprechen kann.

z. B. 3.7.37, Exkursion in die Umgebung von Liestal: alle Männchen als „*fuscinervis*"; alle Weibchen hell, normal.
18.7.37, Liestal-Eptingen: alle 25 gefangenen Männchen „*fuscinervis*"; alle 27 gefangenen Weibchen normal, hell.

V—IX. Auf allen Laubbäumen, vorab auf *Fagus*, *Carpinus*, aber auch schon auf *Picea*, *Abies* und *Pinus* beobachtet.

Nach MacLachlan 1884 (100) in den Vogesen nur vereinzelt; hingegen nach Fischer 1851 (38) in Baden nicht selten.

S: Aus dem ganzen Gebiet nördlich und südlich der Alpen. Am Monte Generoso (Tessin) bis ca. 1200 m und im Jura (Weissenstein) bis ca. 1300 m. Als typische Laubwaldform fehlt sie in den Höhenlagen der Alpen.

V: Lappland, Finland bis Spanien; Schottland, England bis Polen, Ungarn. Asien: Kleinasien (nach Brauer 1876 (19)).

P: *Cynipidae: Aegilips nitidula* Dalm. (66);
Anacharis eucharioides Dalm. (66);
— *typica* Wlk. (66).

Hemerobius marginatus Stephens 1836.

Eine Art, die mir durch ihre grüne Körperfarbe immer als *Chrysopa* mit Hemerobiidenflügeln vorgekommen ist; im Fluge als weisse *Chrysopa* erscheinend.

E: Gewöhnlich an schattigen Abhängen des Jura, aber nur vereinzelt und selten. Erstmals für die Schweiz konstatiert. VII—IX.
28.7.35, Pelzmühletal (b. Grellingen, Bern), *Corylus;*
6.8.35, Bürtenfluh (Passwang), *Fagus;*
18.9.36, Schlossberg Waldenburg (Baselland), *Corylus.*

S: Nur in einem Exemplar von den Lägern bekannt (Eidg. Techn. Hochschule, Zürich). Die von Schoch 1885 (157) zitierten Exemplare, z. T. noch im Museum Bern vorhanden, erwiesen sich als solche von *Hemerobius lutescens* Fbr.

V: Schweden, Finland bis Südfrankreich; England, Schottland bis Polen, Russland.

Hemerobius stigma Stephens 1836.

= *Hem. limbatus* Meyer-Dür 1875;
= *Hem. strigosus* Schoch 1885.

E: Nur auf Nadelholz.
18.8.35, ob Wahlen (Bern), *Pinus;*
18.7.36, Ramlinsburg (Baselland), *Pinus*, *Picea.*

S: Fehlt nur in der Südschweiz. VII—XI (!) Im Wallis wurde sogar noch am 4.11.83 ein Exemplar (Noës bei Sierre) gefangen, was ev. auf die Überwinterung der Imago in diesem Gebiet schliessen lassen könnte, wie es von KILLINGTON 1937 (66) für England vermutet wird.

Im Mittelland weit verbreitet (MEYER-DÜR), aber auch da an Nadelholz gebunden.

In den Alpen bis zu einer Höhe von 1880 m.

V: Europa: Lappland, Finland bis Spanien; England, Schottland bis Polen. Nordafrika: auf Madeira (nach KILLINGTON 1936 (66)).

P: *Ichneumonidae: Gelis ruficornis* Thbg. (66);
Hemiteles areator Pz. (66);
Cynipidae: Anacharis ensifera Wlk. (66).

Hemerobius lutescens Fabricius 1793.
= *Hem. marginatus* Schoch 1885.

Z. B. durch die helle, basale Querader zwischen Subcosta und Radius leicht von der sonst ähnlichen Art *humulinus* zu unterscheiden, die eine dunkle Querader besitzt (wie dies auch von KILLINGTON 1937 angegeben wird (66)).

E: Auf Laubbäumen nicht selten, nur einmal auf einer Fichte *(Picea)*; von der Ebene bis auf die Jurahöhen. V—IX.

S: In der ganzen Schweiz, nördlich und südlich der Alpen; mit max. Höhe in den Alpen bei ca. 1150 m, Klosters (Graubünden).

Im Museum Bern befindet sich u. a. ein Exemplar dieser Art aus dem Jahre 1876 (No. 265), Burgdorf, coll. MEYER-DÜR, die als *Hem. marginatus* bestimmt war.

V: Dänemark, Finland bis Spanien; England, Schottland; fehlt anscheinend in Osteuropa.

P: *Cynipidae: Anacharis typica* Wlk. (66).

Hemerobius humulinus Linné 1758.
= *H. humuli* Meyer-Dür; Schoch; Handschin/Eglin.

Durch die dunkle, basale Querader zwischen Subcosta und Radius leicht von der vorigen Art zu unterscheiden.

E: Im ganzen Gebiet, von der Ebene bis auf die Höhen, häufig. Vorwiegend auf Laubholz anzutreffen, aber auch auf Nadelbäumen nicht selten (z. B. *Abies*). IV—IX. MACLACHLAN 1884/1886 (100, 102) hat sie auch im Schwarzwald und den Vogesen beobachtet.

S: Die häufigste Hemerobiide nördlich und südlich der Alpen. In den Alpen bis ca. 2000 m ansteigend (Oberengadin, nach MEYER-

DÜR). Die Exemplare, die auf dem Glärnischgletscher (10.8.19 und 10.8.85) in ca. 2500 m Höhe gefunden wurden (Belege in der Sammlung der Eidg. Techn. Hochschule Zürich), sind selbstverständlich passiv durch den Wind hieher verfrachtet worden. Dasselbe gilt von den Tieren, die THOMAS 1889 (182) bei 3200 m am Titlis feststellen konnte.

V: Ganz Europa, ausser Lappland, Italien und Balkan. Asien: Kleinasien, Turkestan und Sibirien (nach BRAUER 1876 (19)). Nordamerika: U.S.A. (nach KILLINGTON 1937 (66)).

P: *Cynipidae: Anacharis typica* Wlk. (66).

Hemerobius simulans Walker 1853.

Zum Unterschied zur vorigen Art lange, schmale Flügel und eine arttypische schiefe Stellung der Basisqueradern beim Cubitusfleck.

E: Als ausschliesslicher Nadelwaldbewohner der Höhenlagen bei uns sehr selten.
11.8.37, bei Hof Klein-Probstberg, am Höhenweg Hohe Winde-Gänsbrunnen (Sol.), in Fichtenwald *(Picea)*.

S: Nur wenige Exemplare aus dem Alpengebiet nördlich der Wasserscheide und aus der Westschweiz bekannt. IV—VII. Max. Höhe: ca. 1600 m (23.7.30, Zermatt, coll. NÄGELI, Zürich).

V: Nord- und Mitteleuropa; ist auch aus Grönland und aus den U.S.A. bekannt (nach KILLINGTON 1937 (66)), ferner aus Turkestan (BRAUER 1876 (19)), Sibirien und Japan (nach KILLINGTON 1937 (66)). Nach KILLINGTON stammt sogar WALKERS Typus von der Hudsonbay (Nordamerika).

Hemerobius atrifrons MacLachlan 1868.
= *Hem. fasciatus* Meyer-Dür 1865 (119).

Die ausgefärbten Exemplare sind sofort am schwarzen Gesicht kenntlich.

E: Bisher nur aus dem Kettenjura und den Südvogesen (M'LACHLAN 1884 (100)) bekannt.
6.8.35, Bürtenweid (Passwang), ca. 1000 m, *Picea*.

S: Nur in wenigen Exemplaren; im Mittelland sehr spärlich vertreten. Tessin (Generoso). V—VIII.
Höchste Fundorte: ca. 1770 m (Trübsee, Obwalden, VII. 1890); ca. 1600 m (Simplondorf, Wallis, 17.7.35, *Larix*).

V: Ganz Nord-, Mittel- und Osteuropa, dazu Sibirien (nach KILLINGTON 1937 (66)); fehlt hingegen im Süden.

Hemerobius pini Stephens 1836.

E: Vorwiegend in den Höhenlagen, nur vereinzelt in der Ebene vorkommend. Weniger häufig als die folgende Art.
23.8.16, Lange Erlen bei Basel, LINIGER leg.;
6.8.37, Käppelirain bei Therwil (Baselland), *Picea;*
6.8.35, Passwanggebiet, *Picea*, *Abies*, *Fagus.*
Nach MACLACHLAN 1884/1886 (100, 102) auch im Schwarzwald und in den Vogesen.

S: Aus allen Teilen nördlich und südlich der Alpen. Höchste Fundorte: ca. 18—1900 m (Pontresina (Engadin), 6.VI, coll. PICTET); 2472 m (?) (Grand St. Bernhard, 20.7.14, CERUTTI leg.).
Abies, *Larix.*

V: Ganz Nord- und Mitteleuropa und Bulgarien.

P: *Cynipidae: Anacharis immunis* Wlk. (66).

Hemerobius contumax Tjeder 1932.

= *H. limbatellus* Stitz (e. p.), Handschin u. Eglin.

Bo TJEDER (185) hat 1932 die Art *H. limbatellus* Zetterstedt genau untersucht und herausgefunden, dass ein grosser Unterschied zwischen dem Typus ZETTERSTEDTS mit der Originaldiagnose und denjenigen Formen besteht, die heute allgemein als *limbatellus* bezeichnet werden. Es stand fest, dass der Name *limbatellus* fallen musste, da sich ZETTERSTEDT's Typus als Synonym zu *Hem. stigma* St. erwies. Unter den als „*limbatellus*“ bezeichneten Formen zeigten sich nach genauer Genitalanalyse zwei deutlich verschiedene Arten:

1) *H. contumax* Tjed.
2) *H. fenestratus* Tjed.,

wobei zu bemerken ist, dass die erstgenannte in Mitteleuropa mehr als etwa 90% der „*limbatellus*“-Formen ausmachen wird, wie es sich für die Schweiz erwiesen hat. TJEDER hatte nämlich die Freundlichkeit, sämtliche fragwürdigen Tiere der *limbatellus-pini*-Gruppe unserer Sammlung zu revidieren. Nur ein Exemplar aus den Alpen gehörte der Art „*fenestratus*“ an.

E: Bisher nur im Hügelland und in den Höhenlagen beobachtet. Die mit „*H. limbatellus*“ bezeichneten Exemplare, die MACLACHLAN 1884/1886 (100, 102) aus Schwarzwald und Vogesen meldet, gehören sicher zum grössten Teil hieher. Typische Nadelbaumform *(Abies*,

Picea, Pinus), die als Imago nur im Mischwald gelegentlich auf einer nebenstehenden Buche *(Fagus)* angetroffen wird, nie aber in reinen Laubwäldern vorkommt.

S: Bisher nicht sehr häufig; Bern, Zürich und Westschweiz. V—IX. Höchst wahrscheinlich gehört ein Teil der von MEYER-DÜR als „*pini*" bestimmten Formen auch hieher.

V: Noch etwas unsicher. Vermutungsweise vorwiegend in Nord- und Mitteleuropa zu finden.

Genus *Kimminsia* Killington 1937.

= Genus *Boriomyia* Stitz (e. p.).

KILLINGTON 1937 (66) entdeckte, dass der Typus der Gattung *Boriomyia* Banks, eine amerikanische Spezies, sich ganz wesentlich von unsern europäischen Arten dieser Gattung unterscheidet und unmöglich länger mit diesen in derselben Gattung gelassen werden kann. Die Gattung *Kimminsia* enthält nun also die europäischen Arten des Genus *Boriomyia* Banks (nach Ausscheidung der in die Gattung *Wesmaelius* Krüger verwiesenen Formen).

Die Arten der Gattungen *Kimminsia* und *Wesmaelius* (bisher meist zusammen im Genus *Boriomyia*) unterscheiden sich u. a. durch den Besitz einer basalen Querader zwischen hinterstem RS und vorderem Ast der M (Vorderflügel) von den Formen des Genus *Hemerobius*, die keine solche Querader besitzen. Der Unterschied zwischen den beiden Gattungen *K.* und *W.* ist aber in erster Linie in den Genitalsegmenten festzustellen. Wohl finden sich auch Flügelunterschiede, die z. B. für die Arten unseres Gebietes ohne Ausnahme zutreffen und die darauf beruhen, dass *Wesmaelius* fast immer 4 RS im Vorderflügel besitzt, während *Kimminsia betulina* und *subnebulosa* nie mehr als deren drei in ihren deutlich schmaleren Flügeln aufweisen. Auch *Kimm. mortoni*, eine boreo-alpine Art, bleibt in der Regel in diesem Rahmen, obschon sie wesentlich breitere Flügel hat und deshalb oft fälschlich als *Wesmaelius* bezeichnet worden ist; sie zeigt allerdings gelegentlich, wie die Vertreter der andern Gattung, auch in beiden Flügeln 4 RS, sodass es nicht angeht, einen wesentlichen Gattungsunterschied in diesem Flügelmerkmal zu suchen.

Der Unterschied der Genitalsegmente beruht nun bei den Männchen darauf, dass das zehnte Tergit (mit den Trichobothrien) in seitlicher Ansicht bei *Wesmaelius* dreieckig und einfach zugespitzt

erscheint (Abb. 1 *a*), während es bei *Kimminsia* langgezogen, parallelseitig und stets terminal mindestens ein wenig nach unten und vorne umgebogen ist (Abb. 1 *b*, *c*). Auch die weiblichen Abdominalenden sind leicht voneinander zu unterscheiden, indem das 9. Sternit, in Seitenansicht, bei *Wesmaelius* deutlich länger als breit, am Ende verjüngt und deutlich nach oben gewendet ist (Abb. 1 *d*), wogegen dieser letzte Teil bei *Kimminsia* kurz und deutlich gerundet in Erscheinung tritt (Abb. 1 *e*, *f*).

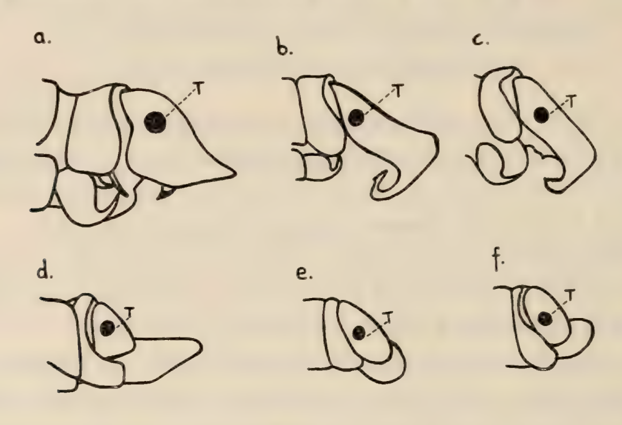


Abb. 1.

Lateralansicht des Abdominalendes von:

a) *Wesmaelius concinnus* (St.), ♂,
b) *Kimminsia subnebulosa* (St.), ♂,
c) — *betulina* (Strøm), ♂,
d) *Wesmaelius 4-fasciatus* (Reut.), ♀,
e) *Kimminsia subnebulosa* (St.), ♀,
f) — *betulina* (Strøm), ♀.

Nach Killington (66). T = Trichobothrienrosette (10. Tergit).

Kimminsia betulina (Strøm 1788).

= *Hemerobius nervosus* Meyer-Dür; Schoch.
= *Boriomyia nervosa* Stitz; Handschin/Eglin.

Aus Prioritätsgründen musste der Artname *nervosus* Fbr. 1793 durch denjenigen von Strøm 1788 ersetzt werden, wie es von Killington 1937 (66) durchgeführt und mit der vollständigen Synonymie belegt wurde.

E: Nur in 1 Exemplar aus dem Hochjura: 18.6.36, Nunningerberg (Sol. Jura), *Pinus*. MacLachlan 1885 (101) fand die Art in den Südvogesen.

S: In wenigen Exemplaren, vorwiegend aus dem Wallis und Engadin. Auch diese Art ist durch passiven Lufttransport auf Gletscher bis in Höhen von 2400—2500 m gelangt, wie dies die Funde vom Glärnischgletscher (Glarus, 10.8.85, coll. Nägeli) und Oberaargletscher (Bern, 24.7.16, Handschin (55)) beweisen. V—IX. Auf *Pinus*, *Abies* und *Larix*; normale Höhengrenze etwa bei 1800—2000 m (Oberengadin).

V: Es ist die Art, die mit *Hemerobius simulans* Wlk. zusammen am weitesten nördlich (Grönland, nach Meinert (110)), gefunden wurde. Sie kommt vorab als Höhenform in ganz Europa vor und ist sogar in den Bergen von Madeira festgestellt worden. Ferner ist sie auch aus Sibirien bekannt (beides nach Brauer 1876 (19)).

P: *Ichneumonidae:* *Hemiteles* spec. (66).
Homocidus spec. (66).
Cynipidae: *Aegilips fumipennis* Weston (66).
Anacharis ensifera Wlk. (66).
— *eucharioides* Dalm. (66).
— *typica* Wlk. (66).

Kimminsia subnebulosa (Stephens 1836).

= *Boriomyia subnebulosa* Stitz; Handschin/Eglin.

E: Gehört zu den kulturfreundlichen Arten, ist in den Gärten der Stadtwohnungen nicht selten, wie Killington 1936 (66) auch für England festgestellt hat. Die Art fehlt bei uns im Hochjura und ist auch im Tafeljura nur wenig häufig.

Verschiedene Male auf der Rheinterrasse der Zoolog. Anstalt (Stadtzentrum) gefangen. Wie aus den Larvenfunden zu schliessen ist, scheint sie an Laubbäume gebunden (z. B. *Carpinus*). Andere Fundorte:

19.5.38, Basel, Aussenquartier, Fenster;
VII.1933, Liestal (Baselland), Leuthardt leg.;
VI.1926, Neudorf (Elsass), Handschin leg.

S: Auch in der Stadt Zürich verschiedentlich beobachtet. Vereinzelte Fänge aus allen Teilen des Landes, nördlich und südlich der Alpen. V—VIII. Max. Höhe: ca. 1800 m (Pontresina, coll. Pictet).

V: Ganz Europa, ausser Lappland und Osteuropa. Asien: Sibirien, Turkestan (Killington 1937 (66)). Nordafrika: Madeira (Navas 1923 (132)); Marokko (Esben-P. 1931 (37)).

P: *Pteromalidae:* *Dibrachys boucheanus* Ratz. (66).

Genus *Wesmaelius* Krüger 1922.

Wie schon bei voriger Gattung gezeigt wurde, besteht tatsächlich ein prinzipieller Unterschied in der äussern Form der Genitalien

beider Geschlechter, sodass die Isolierung der beiden nun folgenden Arten, wie sie von Killington 1937 (66) neuerdings gefordert wird, auch hier durchgeführt wird.

Wesmaelius concinnus (Stephens 1836).

= *Hemerobius concinnus* Meyer-Dür; Schoch.
= *Boriomyia concinna* Stitz; Handschin/Eglin.

E: Vereinzelt, eher selten:
26.4.26, Schleifenberg ob Liestal (Baselland, Leuthardt leg.);
7.6.35, Reinacherheide, *Pinus;*
20.6.36, Egerkingen (Sol., Jurasüdhang), *Fagus;*
22.6.38, Nenzlingen (Blauen, Bern), *Acer campestre* L.
Nach Fischer 1851 (38) bei Freiburg i. Br. sehr selten.

S: Nur in wenigen Exemplaren aus dem Wallis und Graubünden bekannt. IV—VII, auf *Pinus silvestris* L., *Pinus cembra* L. und *Larix.* Max. Höhe in den Alpen: ca. 1700 m (Münstertal bei Cierfs; Mus. Genf).

V: Ganz Europa, Lappland und Russland ausgenommen.

(*Wesmaelius quadrifasciatus* (Reuter 1894)).

= *Boriomyia quadrifasciata* Stitz; Eglin 1937.

E: Im Basler Jura unbekannt; dieses Nadelwaldtier der Höhenlagen ist bisher erst in den Vogesen beobachtet worden (MacLachlan 1885 (101)).

S: Eine typische Alpenform, wenn auch ab und zu ein Exemplar in den höhern Lagen des Mittellandes gefunden wurde. V—IX, vor allem auf *Larix.* Max. Höhe: ca. 2000 m, am Albula-Weissenstein (Graubünden, 22.8.37, Thomann leg.).
Handschin fand die Form am 29.7.33 auf dem Val Sassa-Gletscher im National Park, bei ca. 2400 m (Graubünden).

V: Nord- und Mitteleuropa.

P: *Ichneumonidae: Hemiteles rubripes* Thoms. (66).
— *wesmaeliicida* Rom. (66).

Genus *Megalomus* Rambur 1842.

Megalomus hirtus (Linné 1761).

Ist eine in Bezug auf das Flügelgeäder sehr variable Form. So variiert die Zahl der Radialsektoren von Form zu Form, aber auch innerhalb desselben Exemplares, in starkem Masse:

z. B. linker Vorderflügel: 5; 8; 7; 8 RS
| | | |
rechter Vorderflügel: 5; 5; 9; 8 RS

E: An verschiedenen Stellen des Jura, meist einzeln:
18.8.91, Bechburg (Sol. Jura);
VII., Liestal, HANDSCHIN leg.;
4.6.37, Steinbruch vor Delsberg (Bern. Jura), *Prunus spinosa* L.;
9.6.33, Rouffach (Elsass, HANDSCHIN leg.).

Nach FISCHER 1851 (38) und HEYDEN 1896 (58) in der Schwarzwaldrandzone und nach MACLACHLAN 1884 (100) in den Südvogesen.

S: Im ganzen Gebiet, nördlich und südlich der Alpen. V—IX. Max. Höhe: ca. 2100 m, bei Findelen ob Zermatt (Wallis).

Es sind 4 Exemplare aus dem Wallis bekannt, die sich durch ihre Kleinheit und durch das blasse (statt schwarze) Gesicht von *M. hirtus* L. deutlich unterscheiden. Es handelt sich ev. um eine neue Art, doch liegen noch keine genaueren Untersuchungen vor.

V: Ganz Europa, ausser Lappland und Süditalien. Asien: Kleinasien und Sibirien (nach BRAUER 1876 (19)).

Genus *Drepanepteryx* Leach 1815.

Drepanepteryx phalaenoides (Linné 1758).

E: Von der Ebene bis in die Berglagen, meist vereinzelt. V—X. Ein typischer Buchenwaldbewohner, der aber auch an freistehenden Laubbäumen, oder gar an Obstbäumen angetroffen werden kann, wie das die Kokon-Funde aus unserem Gebiet und die Literaturangaben von STANDFUSS 1910 (166), aus dem Erfahrungsbereich von RIS, zeigen.

27.6.35, eine erwachsene Larve auf dem Leimring eines Zwetschgenbaumes, in einem Vorstadtgarten.

3.10.36, ein Weibchen (wohl der zweiten oder dritten Generation ?) zwischen Laub und Bucheckern auf einer kleinen Weisstanne *(Abies)*.

Nach MACLACHLAN 1884/1886 (100, 102) auch in den Südvogesen und im Schwarzwald.

S: In der ganzen Schweiz, bisher allerdings nur nördlich der Alpen, nicht selten, aber meist vereinzelt auftretend. In den Alpen nur vom Unterwallis her bekannt. Laubwälder, Ulmen, Obstbäume.

V: Ganz Europa, ausser Lappland und Süditalien.

Familie Chrysopidae.

Genus *Chrysopa* Leach 1815.

Es sind sich alle Neuropterologen einig, dass die heutige Gattung *Chrysopa* so verschiedene Elemente enthält, dass sie früher oder später in Subgenera oder sogar Genera aufgeteilt werden muss. Die bisherigen Einteilungsversuche sind aber zum Teil noch unbefriedigend, da sie entweder nur auf kleinen, nebensächlichen Merkmalen beruhen (z. B. sichtbare Queradern im Pterostigma für das Genus *Cintameva* Navas) oder aber noch zu wenig fundiert sind (z. B. Genus *Nineta* Navas), wie auch Killington 1937 (66) erwähnt.

Lacroix 1921 (75) hat zunächst nach rein biologischen Gesichtspunkten zwei Gruppen ausgeschieden. Seine „*prasina*"-Gruppe umfasst diejenigen Formen, deren Larven auf ihren relativ lang gestielten Borstenhöckern eine Maskierung aus Fremdkörpern tragen, welch letztere wiederum in die Kokonwand eingesponnen werden. Die Imagines dieser Gruppe stinken nicht, währenddem sich diejenigen der „*perla*"-Gruppe durch einen üblen Geruch auszeichnen. Die Larven dieser zweiten Gruppe sind eher kurz beborstet und tragen niemals eine Maskierung; sie überwintern auch nicht als freie Larve, wie jene, sondern im Kokon. Dieser enthält keine Fremdkörper in seiner weisslichen Wandung und wird meist in einem Winkel oder einer Rinne befestigt, nie aber auf einer freien Fläche wie derjenige der Arten aus erstgenannter Gruppe. 1925 (78) schlägt dann derselbe Autor eine dreifache Aufspaltung des Genus *Chrysopa* in eine *perla*-Gruppe *(perla, dorsalis, 7-punctata, . . .)*, eine *vulgaris*-Gruppe *(carnea, . . .)* und eine *prasina*-Gruppe *(prasina, ventralis, flavifrons, . . .)* vor, nachdem er *Chr. flava* und *Chr. alba (= ciliata)* bereits in je eine Gattung gesteckt hat.

Pongracz 1912 (140) kommt an Hand morphologischer Studien (Mundgliedmassen, Fleckung) zur Aufstellung von vier Einheiten, von denen wir jetzt nur die „*pallida*"-Gruppe nennen wollen, die die drei Arten *pallida*, *vittata* und *flava* in sich vereinigt.

Für eine endgültige Regelung dieser Gattungsaufspaltung ist es erforderlich, alle möglichen morphologischen, biologischen und histologischen Merkmale kombiniert zu Rate zu ziehen. Leider war es nicht mehr möglich, die erst 1937/38 begonnene diesbezügliche Untersuchung zu Ende zu führen. Wie Bo TJEDER 1936 (186) in einer Arbeit über chinesische Chrysopiden versucht hat, die Zusammengehörigkeit der Formen auf Grund der Gestaltung des Abdominalendes und des chitinisierten Receptaculum seminis nachzuweisen, sind auch hier solche Kontrollen im Gange, jedoch für das letztgenannte Merkmal noch nicht abgeschlossen. Es konnte hingegen festgestellt werden, dass schon rein äusserlich die Abdominalenden der verschiedenen Arten, in erster Linie bei den Männchen ganz unterschiedlich und doch gruppenweise übereinstimmend gebaut sind. Das Auffallendste ist die Form und Verschmelzungsart der stärker chitinisierten Segmentplatten (Tergite, Sternite). Ganz klar kann auch nach diesen morphologischen Untersuchungen z. B. die umstrittene Gattung *Nineta* Navas gerechtfertigt werden, zu der neben den Arten *vittata* Wesm. und *flava* Scop. auch *pallida* Schn. gerechnet werden muss (letztere fehlt in Spanien und war so NAVAS nur ungenügend bekannt). Die so erweiterte Gattung von NAVAS deckt sich genau mit der oben erwähnten „*pallida*"-Gruppe von PONGRACZ. Es sind grosse, kräftige Chrysopiden mit ebenso kräftig gebauten, kurzbeborsteten Larvenformen, völlig verschieden von allen übrigen Arten der Gattung *Chrysopa.* Eine geradezu überraschende Bestätigung dieser systematischen Einheit bilden die histologischen Untersuchungen von NAVILLE/BEAUMONT 1936 (135) über die Chromosomenverhältnisse bei Neuropteren, in denen die völlige Verschiedenheit der Chromosomenform und -anzahl (14 statt 12) von *Chr. flava* gegenüber andern Chrysopiden klar zu Tage tritt. Die histologischen Verhältnisse haben aber auch gezeigt, dass *Chrysopa ciliata* Wesm., mit dem eigenartig fingerförmig ausgezogenen letzten Sternit des männlichen Abdomens, gleichfalls in eine besondere Formengruppe gehöre und dass *Chrysopa 7-punctata* Wesm. innerhalb unserer Chrysopiden ebenso isoliert werden müsse, da sich letztere Spezies nicht nur durch eine andere Form, sondern auch durch eine andere Zahl ihrer Chromosomen (10 statt 12) von den übrigen Arten der Gattung *Chrysopa* unterscheide. Durch all die verschiedenen Resultate geleitet, vornehmlich aber auf den Bau

der Abdominalenden abstellend, können unsere schweizerischen Chrysopiden vorläufig wie folgt gruppiert werden:

I *a*	*Chr. gracilis* (Abb. 2 *a*)	II	*Chr. 7-punctata* (Abb. 2 *d*)
I *b*	— *carnea* (Abb. 2 *b*)	III	— *perla* (Abb. 2 *e*)
I *c*	— *albolineata*		— *dorsalis*
	— *nigricostata*	IV	— *formosa* (Abb. 2 *f*)
	— *flavifrons*	V	— *abbreviata*
	— *viridana*		— *phyllochroma* (Abb. 2 *g*)
	— *prasina*	VI	— *ciliata* (Abb. 2 *h*)
	— *ventralis* (Abb. 2 *c*)	VII	— *flava*
			— *vittata* (Abb. 2 *i*)
			— *pallida*

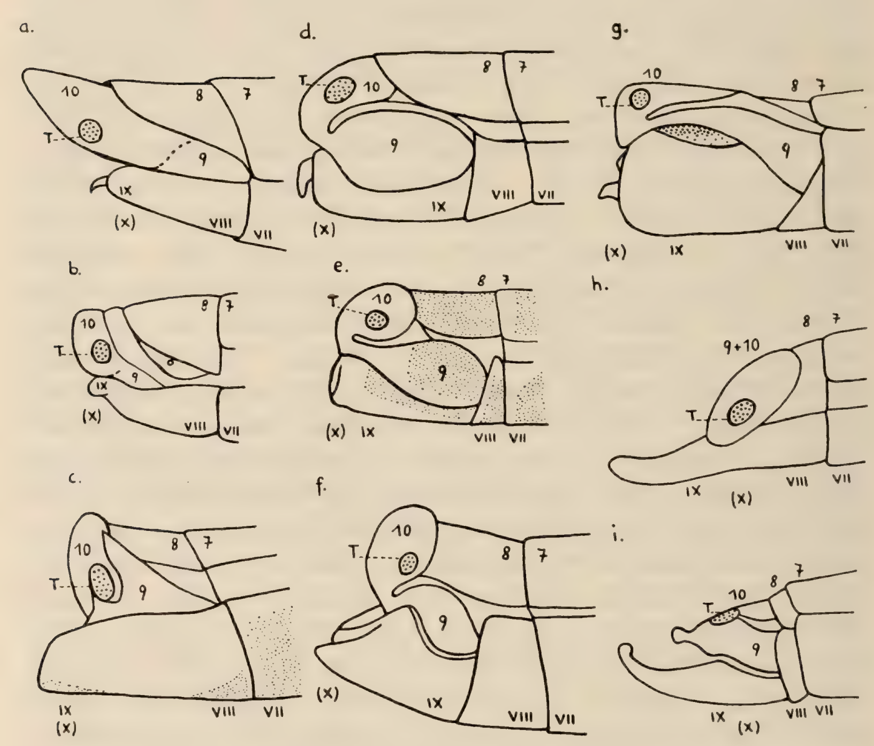


Abb. 2. — Lateralansicht des ♂ Abdominalendes von:

a) *Chrysopa gracilis* Schn. (Typus I *a*),
b) — *carnea* St. (Typus I *b*), nach Killington (66),
c) — *ventralis* Ct. (Typus I *c*),
d) — *7-punctata* Wesm. (Typus II),
e) — *perla* (L.) (Typus III),
f) — *formosa* Brau. (Typus IV),
g) — *phyllochroma* Wesm. (Typus V),
h) — *ciliata* Wesm. (Typus VI),
i) *Nineta vittata* Wesm. (Typus VII).

T = Trichobothrienrosette (10. Tergit).

7., 8., 9., 10. Tergit. VII., VIII., IX., X. Sternit, davon (X) innerlich.

Gruppe I zeigt als morphologische Einheitlichkeit die Verschmelzung des 8. und 9. Sternites im männlichen Abdominalende (Abb. 2 *a-c*), eine Verschmelzung, die sonst nur noch bei *Chr. ciliata* vorkommt, sich dort aber durch die völlig andere Gestaltung der ventralen Abdominalpartie von selbst isoliert. Innerhalb Gruppe I stehen *Chr. gracilis* und *carnea* dadurch etwas abseits, dass sie sich neben morphologischen Détails vor allem auch in biologischer Hinsicht (Überwinterung der Imago) von den andern Arten unterscheiden. *Chr. gracilis*, für welche die histologischen Untersuchungen noch ausstehen, scheint sowieso mit ihrer eigentümlichen Flügelausbildung abseits zu stehen. Gruppe VII ist die schon besprochene Einheit (*Nineta* Navas). Gruppe V zeichnet sich durch das kurze gedrungene Abdomen, die kurzen, breit ovalen Flügel und die extrem betonte schwarze Punktierung des Kopfes aus, vor allem aber auch durch die eigenartige Form des männlichen Abdominalendes (Abb. 2 *g*).

Die deckentragenden Larven kommen nur innerhalb Gruppe I *c* und bei VI vor, während andererseits die stinkenden Imagines ausschliesslich den Gruppen II, III und IV angehören. Die eigenartigen büscheligen Eigelege finden sich, ausser bei *Nineta flava*, nur innerhalb der Gruppe I *c* (bei *flavifrons* oblig., bei *prasina* fakult.).

Da einerseits trotz morphologischer und histologischer Trennungslinien gewisse biologische Gemeinsamkeiten zwischen den Gruppen II—IV bestehen und andererseits die eingehenden Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, soll nun nicht voreilig eine neue Systematik der Chrysopiden aufgestellt und damit der alte Fehler erneut begangen werden. Die gegebene Gruppierung soll mehr als Diskussionsbasis aufgefasst sein, mit Ausnahme der Gruppe VII, für die ja bereits ein Gattunsname (*Nineta* Navas) besteht und die nun meines Erachtens genügend gefestigt zu sein scheint.

In einer 1938 erschienenen Arbeit über eine neue europäische Chrysopidenart (*Chrysopa impunctata* Reut.) gibt Bo Tjeder (188) unter anderem eine Übersicht über die schwedischen Spezies der „*flava*"-Gruppe. Als Gruppenmerkmale nennt er den völlig ungefleckten Kopf, die spezialisierte Ausbildung des 9. männlichen Sternites und die einheitliche Form der Spermatheca (Receptaculum), die ventral keine deutliche, konische Einbuchtung aufweist. Die schwedischen Vertreter dieser Einheit sind nach Bo Tjeder *Chr.*

flava, *C. vittata*, *C. impunctata* (Männchen unbekannt) und *ciliata*, wobei zu bemerken ist, dass unsere *Chr. pallida* in Schweden fehlt. Nach meiner schon weiter vorne begründeten Auffassung gehört nun *Chr. ciliata* Wesm. nicht zur „*flava*"-Gruppe. Wenn auch die angegebenen Einheitsmerkmale für diese Art durchaus zutreffen, so ist doch das männliche Abdominalende bei *ciliata* dadurch prinzipiell anders gebaut, als die „Cerci" (9./10. Tergit) hier in der Vertikalen gebogen sind, wogegen diejenigen von *Chr. flava*, *vittata* und *pallida* in der Horizontalebene zangenförmig bewegt werden können. Der tiefgreifendste Unterschied wird nun aber durch die erwähnten histologischen Untersuchungen von Naville-Beaumont 1936 (135) aufgezeigt. Während *Chr. flava* 14 Chromosomenpaare besitzt, hat *Chr. ciliata* nur deren 12, die zudem im Vergleich mit den übrigen einheimischen Chrysopiden eine spezifische Form aufweisen.

Chrysopa gracilis Schneider 1851.

= *Chr. tricolor* Meyer-Dür; Schoch; Stitz.

Ist eine überaus zierliche Form der Nadelhölzer, die, wie erstmals nachgewiesen werden konnte, bei uns als Imago überwintert. Die opalweissen Flügelstreifen sind bei der Sommergeneration so gut wie nicht zu erkennen. Sie treten erst nach mehreren Wochen richtig in Erscheinung, sodass selbst die Tiere der Wintergeneration dieses Merkmal nur im Spätherbst und im Frühjahr aufweisen, was noch nach Jahrzehnten an getrockneten Belegexemplaren festgestellt werden konnte (z. B. an verschiedenen Exemplaren der Sammlung Steck). Weitere Merkmale dieser systematisch sicher allein stehenden Chrysopide sind das langgestreckte, grüne Pterostigma und das relativ sehr kurze spitze Abdomen. Bei meinen Zuchttieren konnte ein schwaches, aber deutliches Fluggeräusch wahrgenommen werden, das wohl in Zusammenhang mit den derben Flügeln steht.

E: Nur auf Nadelholz oder in dessen Nähe:
23.7.36, Bruderholz (Baselland), *Picea*, *Pinus;*
26.7.34, Röserntal bei Liestal (Baselland), *Abies;*
8.8.35, Tüllingen (Baden), *Picea;*
6.8.35, Passwanggebiet (Baselland), *Picea*, *Acer;*
12.10.37, Pfeffingerschlossberg (Baselland), *Picea;*
27.11.36, Ostenberg bei Liestal (Baselland), *Picea.*

Dieses letzterwähnte Individuum überwinterte im Zuchtbehälter und lebte bis zum 26.4.37.

S: Die meisten Exemplare von Bern (Steck leg.), andere von Zürich und aus den Alpen.

All diese Museumsexemplare liessen deutlich den erwähnten Farbunterschied erkennen, der zwischen Sommer- und Frühherbstformen einerseits und Winter- resp. Frühlingstieren andererseits besteht, indem nur letztere die drei milchigweissen Flügellängsstreifen aufweisen.

V: Scheint noch wenig bekannt zu sein: Deutschland (Schneider u. a.); Südwestfrankreich (Lacroix 1920 (74)); Oesterreich (Brauer 1876 (19)); Schweiz.

Chrysopa carnea Stephens 1836.

(incl. var. *microcephala* Brauer).

= *Chr. vulgaris* Meyer-Dür; Schoch; Stitz; Handschin-Eglin.

Mit Recht weist Killington 1937 (66) darauf hin, dass der Name „*carnea*", auch wenn er für das winterliche Färbungsstadium der als Imago überwinterten Art gegeben worden ist, v o r der Bezeichnung „*vulgaris*" bestand. Zudem wissen wir nun mit Gewissheit, dass „*carnea*" nicht eine Varietät, sondern nur ein Übergangsstadium innerhalb einer winterlichen Verfärbungsreihe ist (nach Lacroix 1926 (80) und nach eigenen Zuchtbeobachtungen). Dass in Unkenntnis dieses morphologisch-biologischen Sachverhaltes Dutzende falscher Varietätnamen geprägt worden sind, hat ebenfalls schon Lacroix betont, und damit zugleich darauf hingewiesen, dass Systematik ohne Biologie ebenso wenig mit Vernunft betrieben werden kann, als dies umgekehrt möglich ist.

E: Weitaus die häufigste und verbreitetste Art, die in sich z. T. überdeckenden Generationen das ganze Jahr hindurch als Imago gefunden werden kann. Im Winter in Altlaub von Eichen und Buchen oder an ähnlichen Verstecken, vor allem auch in Häusern.

Das Vorkommen in den Vogesen und im Schwarzwald wird von MacLachlan 1884/1886 (100, 102) bestätigt.

I—XII, mit gelegentlichen Ausfallszeiten im Juni; an allen Wald- und Gartenbäumen, sowie an Kräutern, Gras und in Feldern (z. B. Kartoffelstauden).

2.3.37, 26 tote Exemplare an Leimringen von Kirschbäumen (Bruderholz bei Basel).

S: Auch hier von der Ebene nördlich und südlich der Alpen bis ins Gebirge hinauf allgemein verbreitet und sehr häufig.

Diese Art gehört ebenfalls zu den durch den Wind auf Gletscher verfrachteten Neuropteren, wie THOMAS 1889 (182) und HANDSCHIN 1919 (55) mitteilen. Auch NÄGELI hat sie auf dem Glärnischgletscher angetroffen (Belege in der Museumssammlung der Eidg. Techn. Hochschule Zürich).

Tiere vom Grossen St. Bernhard (Wallis), 2470 m, dürften wohl den Höhenrekord in den Alpen darstellen.

V: Über ganz Europa, ausser Lappland. Auch in ganz Nordafrika und auf Madeira festgestellt. Asien: Kleinasien, Turkestan, Sibirien, Japan und China. Südamerika: Brasilien (ausser-europäische Funde nach TJEDER 1936 (186)).

P: *Ichneumonidae:* *Hemiteles aestivalis* Grav. (66).
Phaeogenes spec. (66).
Braconidae: *Microgaster perlae* Doum. (66).
Heloridae: *Helorus anomalipes* Pz. (66).
Scelionidae: *Telenomus (Phanurus) acrobates* Giard (66).

Chrysopa albolineata Killington 1935.

= *Chr. tenella* Stitz; Handschin/Eglin.

Der Name „*tenella*“ SCHNEIDER 1851 (155) ist von BRAUER schon 1850 (9) für eine andere Art vorweggenommen worden und somit hinfällig.

E: Meist an schattigen, feuchten Orten und in Gärten.
Basel, Garten, 27.6.35, 2 Larven an *Prunus domestica* L.;
Münchensteiner Auenwald (Baselland), 24.7.36, 1 Larve an *Fagus;*
Bad Schauenburg (Baselland), 26.7.34, 1 Larve an *Abies;*
Röserntal b. Liestal (Baselland), 1.5/9.6.34 (GEIJSKES leg.);
Hofstetterköpfli ob Flüh (Sol.), 2.7.36, *Fagus.*
Nach MACLACHLAN 1884 (100) auch in den Südvogesen.

S: Vereinzelt, selten. V—IX. Bern (coll. MEYER-DÜR, STECK), Glarus, Graubünden, Wallis (coll. CERUTTI).

V: Ganz Europa, von Schweden bis Spanien und Ungarn; aus Italien und Osteuropa noch nicht gemeldet.

Chrysopa flavifrons Brauer 1850.

Nicht synonym mit *Chr. viridana* Schneider, wie STITZ 1927 (174) angibt.

E: Fast ausschliesslich auf Laubbäumen *(Fagus, Quercus)*, vom Hügelland bis in den Jura. Überwintert als freie Larve, gelegentlich auch auf *Abies*.

z. B. Käppelirain (bei Therwil, Baselland);
Dornach (Solothurn);
Liestal, Röserntal bei Liestal, Ramlinsburg (Baselland);
Bechburg (Sol. Jura).

S: In wenigen Exemplaren aus der ganzen Schweiz, nördlich und südlich der Alpen, bekannt. V—X, auf *Corylus*, *Rubus*, *Castanea* u.a. Max. Höhe: am Monte Generoso (Tessin), bei ca. 1200 m.

V: Europa: Schweden—Spanien, England—Ungarn. Nordafrika: Marokko, Algerien, Tunesien (Killington 1937 (66)). Asien: Sibirien, Palästina (nach Killington 1937 (66)).

P: *Scelionidae: Telenomus (Phanurus) acrobates* Giard.

Chrysopa perla (Linné 1758).

E: Von der Ebene bis in die Höhenlagen, eine Form der Hecken und Waldränder, besonders des Laubwaldes. V—VIII, *Sambucus*, *Salix*, *Prunus spinosa* L., *Urtica*. Nach MacLachlan 1886/1884 (100, 102) auch im Schwarzwald und in den Südvogesen.

S: Nördlich und südlich der Alpen stellenweise häufig. Max. Höhe in den Alpen: ca. 1720 m, Münstertal (Graubünden, 19.7.37, *Rosa* und *Urtica*); auch bei Zermatt und Zinal (Wallis) in ca. 16—1700 m Höhe gefunden.

V: Schweden, Finland—Spanien; England—Südrussland; sogar aus Sibirien und Japan gemeldet (nach Killington 1937 (66)).

P: *Ichneumonidae: Hemiteles aestivalis* Grav. (66).

Chrysopa dorsalis Burmeister 1839.

E: Diese bei uns sehr seltene Art ist bis jetzt nur von einem Fundort bekannt: 8.8.35, Tüllingen (Baden, 1 km ausserhalb Schweizer Grenze), *Pinus*. Fischer 1851 (38) nennt sie ebenfalls als seltene Art aus der Umgebung von Freiburg i. Br.

S: Wallis ist bisher alleiniger Fundort der wenigen Exemplare. VI—VIII, *Pinus* (z. B. Pfynwald bei Leuk); bisher nur an der warmen Talsohle gefunden, ca. 500—600 m max. Höhe.

V: Schweden, Finland—Spanien und Südrussland; England bis Polen.

Chrysopa ventralis Curtis 1834.

= *Chr. ventralis* Killington (e. p.).

Killington 1937 (66) hat auf Grund morphologischer Ähnlichkeiten diesen Artbegriff dadurch erweitert, dass er den ganzen

Varietätenkomplex der Art „*prasina* Burm." darin aufgenommen hat. In einer Fussnote (Bd. 2, S. 202) bemerkt er aber, dass KLINGSTEDT (in litt. 22.4.36) auf Grund kleiner Differenzen in den Genitalien für Beibehaltung der bisher getrennten Artführung „*ventralis* Curt." und „*prasina* Burm." eintrete. Auch ich bleibe bei der bisherigen Benennung. Bei einer Vereinigung müssten sofort Subspezies geschaffen werden, da jede Form eine Unmenge Variationen um sich gruppiert.

E: Bis jetzt nur vom Jura, aus den Vogesen (MACLACHLAN 1886 (101)) und vom Kaiserstuhl (MACLACHLAN 1886 (102)) bekannt. VI—VIII, vorwiegend auf *Pinus* und *Quercus sessiliflora* Salisb.; z. B. Röserntal, Hofstetterköpfli, Tecknau, Kellenberg (Passwang), Nunningerberg.

S: In wenigen Exemplaren von Appenzell, Genf, Graubünden, St. Gallen und Zürich bekannt. Max. Höhe: ca. 950 m (10.7.30, Vättis im Calfeisental, St. Gallen, coll. STECK).

V: Finland, Schweden—Spanien; England—Polen und Südrussland; nach BRAUER 1876 (19) in Sibirien.

P: *Heloridae: Helorus coruscus* Hal. (66).

Chrysopa prasina Burmeister 1839.

= *Chr. aspersa* Meyer-Dür; Schoch; Stitz.

= *Chr. ventralis* Killington ssp. *prasina* (siehe vorige Art).

E: Eine sehr häufige Art, deren überwinterte Larven im Frühjahr oft massenhaft gefunden werden, wenn sie auf allen möglichen Pflanzen der ersten Beute nachgehen. Von der Ebene bis in den Jura, ebenso am Vogesenrand und im Schwarzwald (nach MACLACHLAN 1884/1886 (100, 102)). Die Art ist sehr variabel in Bezug auf Grösse und Form (Fleckung). Bei uns ist die Varietät *abdominalis* Brauer sehr häufig, zu gewissen Zeiten fast dominierend.

VI—IX, *Corylus*, *Quercus*, *Fagus*, *Acer* u. a. Laubbäume, aber auch auf *Abies* und *Picea*.

S: Im ganzen Gebiet nördlich und südlich der Alpen; max. Höhe in den Alpen: ca. 1500 m bei Bérisal (am Simplonpass, Wallis, 17.6.89; Mus. Bern).

V: Schweden bis Spanien und Süditalien; England bis Polen und Südrussland. Nordafrika: Algerien (MACLACHLAN 1898 (105)).

P: *Ichneumonidae: Hemiteles aestivalis* Grav. (66).
Eulophidae: Tetrastichodes chrysopae Crawf.
Heloridae: Helorus ruficornis Först.

Chrysopa septempunctata Wesmael 1841.

E: Im ganzen Gebiet, ausser Schwarzwald und Vogesen, verbreitet und recht häufig. An Waldrändern und in Hecken. Von allen stinkenden Chrysopiden am unangenehmsten aufgefallen (vergl. biologischer Teil, S. 320). Findet sich auch in Gärten der Stadt, z. B. an *Prunus domestica* L.

VI—IX, *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Urtica*.

S: Aus allen Landesteilen, auch südlich der Alpen, bekannt. Max. Höhe in den Alpen: ca. 1800 m (Arosa, VII.1887, coll. E. v. BÜREN; Mus. Bern).

Auch an *Tilia* und *Corylus* gefunden.

V: Schweden, Finland—Spanien, Italien, Südrussland; England—Polen. Afrika: Marokko (NAVAS 1935 (133)). Asien: Sibirien (nach BRAUER 1876 (19)); nach MACLACHLAN 1886 (103) gehört ev. auch *Chr. cognata* M'Lachlan aus Japan in diese variable Art.

P: *Heloridae: Helorus rugosus* Thoms. (66).

Chrysopa phyllochroma Wesmael 1841.

E: Nur 2 Exemplare in der Umgebung gefangen: 2.6.34. Michelfelden (Elsass), Holderhecke. MACLACHLAN 1884 (100) fand sie in den Südvogesen.

S: Auch in der Schweiz ist diese Art nicht häufig, obwohl sie aus allen Teilen, nördlich und südlich der Alpen, bekannt ist. (Ganz im Gegensatz zur Art „*abbreviata* Ct.", die in allen Schotterebenen der grossen Flüsse der Südschweiz und des Wallis sehr häufig ist.) 1 Exemplar wurde am 10.8.1885 auf dem Glärnischgletscher gefunden (Eidg. Techn. Hochschule, Zürich). Max. Höhe in den Alpen: ca. 1400 m (bei Randa, Zermatt, 15.7.28; Eidg. Techn. Hochschule, Zürich).

V—VIII, z. B. auf Wermut (*Artemisia absinthium* L.).

V: Schweden, Finland—Spanien; England bis Polen; fehlt in Lappland und Italien. Asien: Kleinasien (nach KILLINGTON 1937 (66)); Sibirien (nach BRAUER 1876 (19)).

Chrysopa ciliata Wesmael 1841.

= *Chr. alba* Meyer-Dür; Schoch; Stitz; Handschin/Eglin.

Diese Art steht ganz sicher einzig da innerhalb der heutigen Gattung *Chrysopa*. Die langgezogene männliche Subgenitalplatte — von Auge gut sichtbar — sowie das absolut fleckenlose Gesicht

und die lange Behaarung der Flügel lassen sie sofort erkennen. NAVAS 1911 (126) hat diese Art in eine eigene Gattung *(Chrysotropia)* gesteckt. Da mir aber die Kenntnis der übrigen Arten, die seither vom selben Autor ebenfalls hier eingereiht wurden, fehlt, sehe ich vorläufig von einer Isolierung dieser Spezies ab.

E: Nicht selten in Nähe von Gewässern, von der Ebene bis in die Höhenlagen, in den Vogesen auch durch MACLACHLAN 1884 (100) bestätigt und in Baden von FISCHER 1851 (38) nachgewiesen.

V—VII, meist an Laubbäumen *(Corylus, Quercus, Carpinus, Salix, Tilia, Fraxinus)*.

S: Bisher nur aus dem Mittelland und vom Jura bekannt (Genf bis Schaffhausen), vornehmlich auf *Corylus* und *Quercus*.

V: Schweden bis Südwestfrankreich; England bis Ungarn; fehlt aber in Lappland und den Mittelmeerländern, sowie in Osteuropa.

P: *Heloridae: Helorus coruscus* Hal. (66).

Genus *Nineta* Navas 1912.

NAVAS 1915 rechnet in seiner Monographie der Chrysopiden Europas (130) nur die beiden Arten „*flava* Scopoli" und „*vittata* Wesmael" zu dieser Gattung. Nun stimmt aber, wie auf Seite 288 schon erwähnt wurde, *Chrysopa pallida* Schneider nicht nur in den männlichen Genitalien, sondern im ganzen Habitus mit den vorgenannten Arten völlig überein. Alle drei sind grosse, kräftige Chrysopiden mit relativ borstenarmen, grossen Larven. Da die dritte Art in Spanien fehlt, konnte sie wahrscheinlich von NAVAS nie genauer untersucht werden und blieb so zu Unrecht von den beiden andern getrennt.

Nineta flava (Scopoli 1763).

= *Chrysopa integra* Meyer-Dür.
= — *vittata* Schoch.
= — *flava* Stitz, Handschin/Eglin.

LACROIX 1924 (77) hat diese Art, sicher zu Unrecht, in die Gattung *Chrysocerca* einreihen wollen. *Chrysocerca* ist ein tropisches Genus, dessen Männchen sich durch ein ganz anders geformtes Abdominalende auszeichnet, als es bei dieser Spezies der Fall ist.

Im Museum Bern existiert noch ein Exemplar dieser Art aus der Sammlung von MEYER-DÜR, det. „*integra*", was zur Genüge

beweist, dass ihm nicht die wahre *integra* Hagen (= *vittata* Wesmael) vorlag. Ebenso liegt bei SCHOCH 1885 (157) eine Namensverwechslung, wohl nach dem Vorbilde von BRAUER/LÖW 1857 (20) in den „Neuroptera austriaca", vor.

E: Auf verschiedenen Bäumen, von der Ebene (7.6.16, Lange Erlen bei Basel), LINIGER leg.) bis in den Jura (6.8.35, Kellenberg, Passwang, *Fagus*). Mit Vorliebe auch im Stadtgebiet, vor allem auf Laubholz: z. B. Zool. Anstalt, *Carpinus* des Rheingartens. Einmal wurde ein Exemplar auch auf *Picea* festgestellt. V—IX.

S: Aus dem ganzen Gebiet nördlich der Alpenwasserscheide bekannt. *Quercus*, *Corylus*. Max. Höhe: ca. 1800 m bei Arosa (Graubünden, VII.1887, Museum Bern).

V: Ganz Europa, ausser Lappland, Finland und Russland. Afrika: Marokko. Nordamerika: U.S.A. (nach KILLINGTON 1937 (66)).

P: *Ichneumonidae: Hemiteles aestivalis* Grav. (66).
Heloridae: Helorus coruscus Hal. (66).

Nineta pallida (Schneider 1851).

= *Chrysopa pallida* Stitz; Handschin/Eglin.

Wie schon erwähnt, muss diese Art auf Grund der Form der männlichen Genitalsegmente, der Larve, sowie des allg. Habitus auch zu dieser Gattung gezählt werden. Artmerkmal ist der völlig schwarze Cubitus der Flügel. Bei uns zeichnet sich die Form meist durch schöne violettbraune Längsstreifen auf Thorax und Abdomen aus.

E: Bisher von der Ebene und vom Sundgau unbekannt. VII—X.
Röserntal bei Liestal, 26.7.34, *Abies;*
Reigoldswil, 6.8.35, *Abies*, *Picea;*
Ramlinsburg, 18.7.36, *Picea;*
Nunningen, Käppeli, 18.6.36, *Abies*, 1 Larve;
Pfeffinger Schlossberg, 12.10.37, *Abies.*

Als typische Nadelholzbewohnerin ist sie auch MACLACHLAN 1886/1884 (100, 102) im Schwarzwald und in den Vogesen begegnet.

S: MACLACHLAN 1880 (95) wies diese Art als erster in der Schweiz nach (Thusis, Graubünden; *Picea*). Seither sind weitere Exemplare nur noch aus dem Wallis und dem Kanton Zurich bekannt geworden. *Abies*, *Picea.*

Max. Höhe in den Alpen: bei Martigny, Coteau (Wallis), 2.8.36, ca. 7—800 m (coll. CERUTTI); im Jura: Kellenberg (Passwang), 6.8.35, ca. 950 m.

V: In ganz Westeuropa (England bis Spanien) unbekannt; bisher nur erwähnt für: Deutschland, Tschechoslowakei, Schweiz, Oesterreich, Polen, Ungarn.

Nineta vittata (Wesmael 1841).

= *Chrysopa vittata* Stitz; Handschin/Eglin.
= — *flava* Schoch.

Diese Art ist sehr oft mit *flava* Scop. verwechselt worden. Die Flügelbasis ist jedoch nur bei „*flava*" jäh verbreitert, während der Costalrand hier normal verläuft.

E: Sehr selten:
Allschwilerwald, 29.5.34, Lichtfang;
Tüllingerhügel (Baden), 23.6.37, *Prunus avium* L.

S: Wenig häufig: Bern, Schaffhausen, Waadt, Wallis und Zürich. V—VIII.

V: In ganz Europa: Schweden bis Spanien; England bis Russland; fehlt in Lappland und Italien.

(Genus *Hypochrysa* Hagen 1866.)

(*Hypochrysa nobilis* (Schneider 1851).)

= *Chrysopa nobilis* Meyer-Dür.

E: Sehr selten, im schweizerischen Teil des Gebietes bisher nicht gefunden. Fischer 1851 (38) gibt die Art für die Umgebung von Freiburg i. Br. an.

S: Im Schaffhauser Museum existiert 1 Exemplar ohne Etikette. Dasselbe soll von Pfähler am Lichte erbeutet worden sein. Am 1.5.36 wurde in einem Buchenwald bei Martigny (Wallis) 1 Exemplar von Pater Cerutti gefangen und dem Basler Museum geschenkt. Derselbe hat 1938 zwei weitere Belege aus dem Unterwallis eingebracht. Das sind die einzigen noch existierenden Belege der Schweiz.

Meyer-Dür 1875 (120) erwähnt aber, dass er diese seltene Form einmal an einem abgeholzten Waldabhange bei Burgdorf (Bern) in ziemlicher Anzahl gefangen habe (*Epilobium*bestand).

V: Die Art ist überall sehr selten und nur aus folgenden Ländern bekannt: Holland, Nordfrankreich, Dänemark, Deutschland, Oesterreich, Ungarn, Polen, Schweiz.

Genus *Nathanica* Navas 1913.
= Genus *Nothochrysa* MacLachlan (e. p.).

Dieses Genus wurde 1913 durch NAVAS (127) für die zwei mitteleuropäischen Spezies der Gattung *Nothochrysa* MacLachlan 1868 begründet und wird durch KILLINGTON 1937 (66) neu gestützt. Die Arten der nun eingeschränkten Gattung *Nothochrysa* sind kräftig gebaut und ihre parallelen Queraderreihen der Flügel verlaufen wie bei den Vertretern von *Chrysopa*, beginnen also beide an der Pseudomedia. *Nathanica fulviceps* und *capitata* sind viel schlanker, d. h. dünnleibiger und weisen auch wesentlich feinere Antennen auf. Ihre Queraderreihen sind nicht gleichlaufend und die äussere beginnt weiter hinten, wo sie den Pseudocubitus fortzusetzen scheint.

Nathanica fulviceps (Stephens 1836).

= *Nothochrysa fulviceps* Schoch; Stitz; Handschin/Eglin.

E: Sehr selten, an Laubbäume gebunden:
Bettingen (Basel-Stadt), 29.6.35, *Fagus;*
Bienental bei Liestal, VIII.1911 (HANDSCHIN leg.) und 11.7.35, *Fagus;*
Bechburg (Sol. Jura).

S: In ganz wenig Exemplaren vom Mittelland und von den Voralpen (Zürich, Glarus, Bürgenstock in Unterwalden, Graubünden). VI—IX.

V: In ganz Europa, ausser Lappland, Finland, Süditalien und Osteuropa.

Nathanica capitata (Fabricius 1793).

= *Nothochrysa capitata* Stitz; Handschin/Eglin.

E: Nur auf Nadelbäumen, selten; bisher keine Imago im Freiland beobachtet. Die Larven wurden auf *Abies* gefangen und zwar:
26.7.34, Röserntal bei Liestal, 1 Larve;
18.9.36, Gerstelfluh-Rehhag ob Waldenburg (Baselland), 3 Larven, von denen sich eine zur Imago verwandelte.
MACLACHLAN 1884 (100) gibt die Art von den Südvogesen an: VII.

S: Nur 4 Exemplare aus der übrigen Schweiz bekannt: 2 von Zürich, 1 von Weissenburg (Bern) und 1 von Bern.

V: Mittel- und Westeuropa; fehlt im Norden und Osten, sowie in Italien; festgestellt: Schottland, England bis Ungarn, Griechenland; Dänemark bis Spanien.

Familie Myrmeleonidae.

(Genus *Formicaleo* Leach 1815.)

(*Formicaleo tetragrammicus* (Fabricius 1798).)
= *Myrmeleon tetragrammicus* Schoch.

E: Im schweizerischen Teil des Gebietes noch unbekannt. Das einzige Exemplar aus dem erweiterten Gebiet stammt von den Trockenhalden ob Rouffach (Vogesenrandzone, Elsass):

1 Ex., 10.8.36, Trockenrasen, Moor leg.

S: Alle Schweizer Funde datieren aus dem Wallis und den Alpensüdtälern des Tessin und Puschlav. Sie dokumentieren so recht deutlich die südliche Herkunft der Form. VI—IX.

Der Literaturvermerk von MacLachlan 1884 (98), wonach die Art bei Zermatt (Wallis, ca. 1600 m) gefunden wurde, dürfte den höchstgelegenen Fund angeben und lässt eine ev. weitere Verbreitung der Form vermuten.

V: Europa: Nordfrankreich bis Spanien; Norddeutschland bis Süditalien; Ungarn, Balkanländer und Südrussland. Afrika: Marokko (nach Navas 1935 (133)). Asien: Kleinasien, Turkestan (nach Brauer 1876 (19)).

Genus *Myrmeleon* Linné 1767 [1].

Myrmeleon formicarius Linné 1767.
= *M. formica-lynx* Meyer-Dür; Schoch.

E: Fehlt in der Rheinebene und ist bisher vom Elsass unbekannt, kommt hingegen überall an südexponierten, offenen Stellen des Jura vor und ist im Kettenjura (südlich der Blauenkette) die einzige Myrmeleonide. Bis auf Höhen von ca. 1100 m festgestellt (Bölchenfluh). Kleiber 1911 (67) hat sie im Jungholz (Schwarzwald) gefangen, Fischer 1851 (38) kennt sie ebenfalls aus dem Schwarzwaldgebiet und Strohm 1933 (178) gibt sie vom Kaiserstuhl bei Freiburg i. Br. an. VI—VII.

Die Larven sind kenntlich an den dunklen Hinterbeinflecken.

---

[1] Vergl. auch: W. Eglin (33 *b*).

S: Aus allen Landesgegenden nördlich und südlich der Alpen bekannt. Höchste Fundorte: 1400 m (26.8.36, Lavin, Engadin); 1700 m (Val d'Anniviers, nach Stäger 1924 (163)).

V: Finland, Schweden bis Spanien und Norditalien, Griechenland; Holland bis Polen, Russland; auch im Kaukasus und in Sibirien beobachtet, fehlt in Grossbritannien und Süditalien.

P: *Ichneumonidae: Cryptus myrmeleonidum* Boudier.
Chalcididae: Hybothorax graffi Ratz.

Genus *Euroleon* Esben-Petersen 1918 [1].

Euroleon nostras (Fourcroy 1785).

= *Myrmeleon formicarius* Meyer-Dür.
= — *europaeus* Schoch; Stitz; Handschin/Eglin.
= *Euroleon europaeus* Steck 1918 (167).

Vielfach herrscht eine grosse Verwirrung über die Bezeichnung der beiden häufigsten Ameisenlöwen, von denen ja meistens nur die Larven gefangen und kaum bestimmt werden konnten. So begnügte man sich vielfach mit der universellen Verwendung der Linné'schen Namen. Es kam sogar so weit, dass der Name „*formicarius* L." sich auf die andere Art, mit den braun gefleckten Flügeln, übertrug, bis dann MacLachlan 1873 (92) für diese den neuen Namen „*europaeus*" prägte. Dabei hatte er aber übersehen, dass in Frankreich für die „gefleckte" Imago bereits der gute Name „*nostras* Fourcroy" bestand. Navas deckte 1915 (130) die richtige Synonymie auf und bemerkte 1920 ((131), S. 137), dass der Artname „*europaeus*" nicht mehr weiter aufrecht erhalten werden könne, wenn selbst sein Autor (MacLachlan) diesen aufgegeben habe (nach brieflicher Mitteilung MacLachlans an Navas, am 23. Mai 1896).

E: Während unsere beiden trichterbauenden Arten in der Hügelzone und im Tafeljura zum Teil an denselben Fundorten gefunden werden können, kommt diese Art dazu noch in der Rheinebene, im Elsass und am Vogesenrand vor (nach Ober 1923 (136) und eig. Beob.), fehlt aber im Kettenjura (südlich des Blauen), im Schwarzwald und in den Vogesen. Diese Art gehört mit ihren Larventrichtern zu den

[1] Vergl. auch: W. Eglin 1939 (33 *b*).

auffallendsten Neuropteren des Gebietes. FISCHER 1851 (38) nennt sie für Freiburg i. Br. und STROHM 1923 (178) für den Kaiserstuhl, wo demnach, wie bei uns, auch beide Arten vorkommen.

VII—VIII (etwas später als vorige Art).

S: Aus der ganzen Schweiz, nördlich und südlich der Alpen, bekannt. Höchste Fundorte: ca. 1500 m, Montana (Wallis), nach STÄGER 1924 (161); ca. 1000 m, Sembrancher-Vence, 1.6.36. Aus dem Engadin und andern Höhenstationen nicht bekannt. VII—VIII.

V: Europa: Südschweden, Dänemark—Spanien, Balkan, Griechenland; Holland bis Polen, Südrussland; fehlt in Grossbritannien, Lappland und Finland. Asien: Kleinasien.

P: *Ichneumonidae: Cryptus myrmeleonidum* Boudier.
Chalcididae: Hypothorax graffi Ratz.

Familie ASCALAPHIDAE.

Genus *Ascalaphus* Fabricius 1775.

Ascalaphus libelluloides (Schaeffer 1763).

= *A. coccajus* Meyer-Dür; Schoch.
= *A. macaronius* Huber 1916 (59).

Es wird auf S. 308 erwähnt, dass sich das als „*macaronius*" bezeichnete Exemplar von HUBER als eine frisch geschlüpfte Form dieser Art erwies. Die pontische Spezies „*macaronius*" ist also für den Jura zu streichen.

E: Von der Rheinebene bis in die Höhenlagen von Jura, Schwarzwald und Vogesen. KNÖRZER 1911-12 (70) und JUNG 1909 (61) geben die Art von den Vogesenrandhügeln an. Auch nach Beobachtungen einiger Entomologen aus Basel und Mülhausen fliegt sie hier in allen Tälchen an südexponierten Trockenhalden.

HUBER 1916 (59), LAUTERBORN 1922 (87) und STROHM 1933 (178) nennen sie auch vom Kaiserstuhl.

IV—VII, oft in ganzen Schwärmen, wie z. B. unterhalb Himmelried (Bern), unterhalb des Hofstetterköpfli und auf den Weiden des Birstales.

S: In allen Teilen der Schweiz, nördlich der Alpen; in der Südschweiz noch nicht nachgewiesen. In allen Voralpengebieten und im Unterwallis massenhaft, oft zusammen mit der weissen Varietät „*leucocelis* Costa", die im Jura fehlt.

Höchste Fundorte: im Wallis auf allen Bergwiesen und Abhängen bis über 2000 m (z. B. Gemmi (MEYER-DÜR), Riederalp (HANDSCHIN), ob Champez (GISIN), ob Fully (GAMS 1918 (43)).

V: Deutschland, Frankreich, Schweiz, Norditalien; fehlt aber völlig in Ost- und Nordeuropa, sowie in Grossbritannien.

(*Ascalaphus longicornis* Linné 1764).
= *A. macaronius* Meyer-Dür.

Was Baumberger 1904 (4) mit *A. longicornis* von der Bieler Felsenheide meint, ist unbestimmt. Wahrscheinlich handelt es sich aber um die vorige Art, da der betr. Autor den Namen jener viel häufigeren Spezies nicht nennt. Es wäre zwar nicht ausgeschlossen, dass diese lusitanische Art auch am Jurasüdfuss fliegt, doch muss zuerst eine neuere Bestätigung abgewartet werden.

E: Im schweizerischen Teil des Gebietes nicht beobachtet. Bisher war die Art nur aus dem Kaiserstuhl bekannt (70, 87, 59, 178).
Da diese Art von Westen her durch die Burgundische Pforte nach dem Rheintal eingewandert sein muss, war das Vorkommen für den Vogesensüdrand zu erwarten. Angaben hierüber lagen jedoch keine vor. Nun ist bei einer Durchsicht der Sammlung Denninger (Entomologenverein Mülhausen) ein Weibchen dieser Art zum Vorschein gekommen, das am 12.VIII.36 an einem Südhang oberhalb des „Etang de Sewen" (Südvogesen) gefangen wurde. Fischers (1851 (38)) Angabe eines Fundes bei Waldshut ist wohl möglich, scheint mir aber zu wenig belegt.

S: Hier sind mir einwandfrei belegte Funde nur aus dem Wallis bekannt. Die Exemplare von Glarus und vom Irchel (Zürich) werden auch von Stoll 1901 (176) mit Fragezeichen kommentiert, da genaue Datierungen fehlen. Eine eingehende Überprüfung dieser östlichen Gebiete der Schweiz wäre deshalb sehr wertvoll. Im Wallis fliegt diese Spezies zusammen mit der vorigen, an manchen Orten zu Hunderten (z. B. Fully-Follaterres). Dort findet sich auch der sogenannte Bastard dieser beiden Arten, *Ascalaphus risi* v. d. Weele 1908 (190). V—VIII.
Max. Höhe: ca. 1500 m bei Bérisal (Simplon, Wallis, VII. 1888).

V: Europa: Italien, Spanien, Frankreich, Schweiz, Südwestdeutschland (gelegentlich bis Mitteldeutschland beobachtet); fehlt in Grossbritannien. Nordafrika: Algerien (Brauer 1876 (19)).

3. Zoogeographische Analyse der Neuropterenfauna Basels.

Wenn wir die bei Basel (Exkursionsgebiet) gefundenen Neuropterenarten auf die systematischen Einheiten verteilen, und mit den entsprechenden Zahlen für Mitteleuropa und die Schweiz ver-

gleichen, so ergibt sich das in der folgenden Tabelle (Tab. 3) enthaltene Bild, wobei noch zu bemerken ist, dass die schweizerischen Angaben auf den eigenen Ermittlungen und Kenntnissen bis 1938 beruhen.

TABELLE 3.

Zahlenmässiger Vergleich der Neuropteroidea in Basel, der Schweiz und in Mitteleuropa.

Ordnung	Familie	Basel 1938	Schweiz 1938	Mittel-europa [1]
Megaloptera	*Sialidae*	**2**	2	2
	Raphidiidae	**3**	9	12
Neuroptera	*Coniopterygidae* . . .	**8**	8	8 [2]
(s. str.)	*Mantispidae*	—	1	1
	Osmylidae	**1**	1	1
	Sisyridae	**2**	2	4
	Hemerobiidae	**22**	27	27
	Chrysopidae	**16**	21	21 [3]
	Myrmeleonidae . . .	**2**	5	5 [4]
	Ascalaphidae	**1**	3	3
	Total . . .	**57**	79	84

[1] Nach STITZ in BROHMER (174), ergänzt durch die zusätzlichen Schweizer Funde.
[2] Exclusiv *Semidalis curtisiana* Endl. (= var. von *S. aleyrodiformis* Steph.).
[3] Exclusiv *Chrysopa microcephala* Brau. (= var. von *Chr. carnea* Steph.); *Nothochrysa germanica* E. Pet. (= var. von *Chr. abbreviata* Curt.).
[4] Inclusiv *Dendroleon pantherinus* Fbr.

Von 84 mitteleuropäischen Neuropteren sind demnach aus der Schweiz bisher 79 bekannt geworden. Es fehlen zwei Sisyriden und drei z. T. äusserst seltene Raphidiiden.

Von diesen 79 Schweizer Arten konnten in der Umgebung Basels 57 nachgewiesen werden. Diese Basler Arten sind in der geographischen Vergleichstabelle (Tab. 4) in Fettdruck dargestellt. Ebenso sind in dieser Liste diejenigen Spezies bezeichnet, die schon von MEYER-DÜR und SCHOCH für die Schweiz angeführt wurden, wie auch die durch diese Arbeit erstmals für die Schweiz genannten Arten (N) besonders hervorgehoben werden.

Wie aus Tabelle 4 hervorgeht, ergibt sich beim Vergleich der gesamten Schweizer Fauna mit derjenigen von Basel eine Differenz von 22 Arten. Bei diesen handelt es sich entweder um seltene Formen oder fremde Faunenelemente.

So konnten *Raphidia cognata* Rb., *Inocellia crassicornis* Schumm.,

TABELLE 4.

Historischer und zoogeographischer Vergleich (Schweiz und erweitertes Exkursionsgebiet).

Neuropteroidea der Schweiz (1938)	Meyer-Dür 1875	Schoch 1887	Neu für die Schweiz [1]	Alpenkantone W = nur Wallis	Südschweiz	Mittelland	**Basel und Umgebung**	Schwarzwald	Kaiserstuhl	Schwarzw.'rand	Vogesen	Vogesenrand	Rheinebene (Elsass)
Sialis lutaria (L.)	+	+		+	+	+	★	+		+	+		+
— *fuliginosa* Pict.	+	+		+		+	★	+			+		
Raphidia ratzeburgi Br. . . .	+	+		+	+	+	★				+		
— *flavipes* Stein	+	+		+	+	+							
— *major* Brm.	+	+		+		+	★			+	+		+
— *ophiopsis* L.	+	+		+		+				+		+	+
— *notata* F.	+	+		+		+	★				+		+
— *xanthostigma* Schumm. .	+	+		+		+		+		+	+	+	
— *nigricollis* Albda. . . .			(N)	+		+							
— *cognata* Ramb.	+	+		W		+							
Inocellia crassicornis (Schum.)			(N)		+								
Aleuropteryx loewei Klap. . .			N			+	★						
Helicoconis lutea (Wallengr.) .			N	+			★						+
Conwentzia psociformis (Ct.) .	+	+				+	★						
— *pineticola* Endl.			N	+		+	★						
Coniopteryx tineiformis Ct. . .	+	+		+	+	+	★			+		+	
— *pygmaea* Endl.			N	+	+	+	★				+		
Semidalis aleyrodiformis (St.)	+	+		W	+	+	★			+	+		+
Parasemidalis annae Endl. . .			N				★						
Mantispa styriaca (Poda) . .			(N)			+			+				+
Osmylus chrysops (L.)	+	+		+	+	+	★	+		+	+		+
Sisyra fuscata (F.)		+				+	★	+			+		+
— *terminalis* Ct.		+		W			★	+					+
Psectra diptera (Brm.) . . .				W		+							+
Micromus variegatus (F.) . .	+	+		W	+	+	★			+		+	
— *angulatus* (St.).	+	+		+		+	★	+		+			
— *paganus* (L.)	+	+		+	+	+	★				+		
Sympherobius elegans (St.) . .	+	+		W		+	★						+
— *pygmaeus* (Ramb.) . . .				W	+	+	★						
— *fuscescens* (Wallengr.) .		+		W			★	+			+		
— *pellucidus* (Wlk.). . . .	+	+		W	+	+	★	+			+		
Hemerobius nitidulus F. . . .	+	+		+	+	+	★				+		
— *micans* Oliv.	+	+		+	+	+	★	+		+	+		
— *marginatus* St..			N			+	★						
— *stigma* St..	+	+		+		+	★				+		
— *lutescens* F.		+		+	+	+	★						+
— *humulinus* L.	+	+		+	+	+	★	+		+	+		+
Uebertrag	22	26	9	30	16	32	29	11	1	11	17	4	14

[1] N = neu für die Schweiz aus dem Exkursionsgebiet.
(N) = neu für die Schweiz aus der übrigen Schweiz.

TABELLE 4 *(Fortsetzung)*.

Neuropteroidea der Schweiz (1938)	Meyer-Dür 1875	Schoch 1887	Neu für die Schweiz 1	Alpenkantone W = nur Wallis	Südschweiz	Mittelland	**Basel und Umgebung**	Schwarzwald	Kaiserstuhl	Schwarzw.'rand	Vogesen	Vogesenrand	Rheinebene (Elsass)
Uebertrag	22	26	9	30	16	32	29	11	1	11	17	4	14
Hemerobius simulans Wlk. . .			N	+		+	★						
— *atrifrons* Mc'Lachl. . . .				+	+	+	★				+		
— *pini* St..	+	+		+	+	+	★	+			+		
— *contumax* Tjed.						+	★	+			+		
— *fenestratus* Tjed.			(N)	W									
Kimminsia mortoni (Mc'L.) .				+									
— *betulina* (Strøm)	+	+		+		?	★	+			+		
— *subnebulosa* (St.)			N	+	+	+	★						+
Wesmaelius concinnus (St.) .	+	+		+			★			+			
— *4-fasciatus* (Reut.) . . .			(N)	+		+					+		
Megalomus hirtus (L.)	+	+		+	+	+	★	+		+	+		
— *algidus* Erichs.		+		W									
Drepanepteryx phalaenoides (L.)	+	+		W		+	★	+		+	+		+
Chrysopa gracilis Schn. . . .	+	+		+		+	★			+	+		
— *carnea* St..	+	+		+	+	+	★	+		+	+	+	+
— *albolineata* Kill.			N	+		+	★			+	+		
— *nigricostata* Br.		+		W	+	+							
— *flavifrons* Br.	+	+		W	+	+	★			+			
— *viridana* Schn.				+									
— *prasina* Brm.	+	+		+	+	+	★	+		+		+	+
— *ventralis* Ct.			N	+		+	★	+	+		+		
— *7-punctata* Wesm. . . .	+	+		+	+	+	★					+	+
— *perla* (L.)	+	+		+	+	+	★	+		+	+	+	+
— *dorsalis* Brm.		+		W			★			+			
— *formosa* Br.			(N)	W	+								
— *abbreviata* Ct.	+	+		+	+	+							
— *phyllochroma* Wesm. . .	+	+		+	+	+	★	+					+
— *ciliata* Wesm.	+	+				+	★			+	+		+
Nineta flava (Scop.)	+	+		+		+	★			+			+
— *pallida* (Schn.).		+		+		+	★	+			+		
— *vittata* (Wesm.)		+		W		+	★			+			
Hypochrysa nobilis (Schn.) . .	+	+		W		+				+			
Nathanica fulviceps (St.) . . .		+		+		+	★			+			
— *capitata* (F.)						+	★				+		
Dendroleon pantherinus (F.) .		+			+								
Formicaleo tetragrammicus (F.)	+	+		W	+							+	
Myrmeleon formicarius L. . .	+	+		+	+	+	★	+	+	+			
Euroleon nostras (Fourcr.) . .	+	+		+	+	+	★		+	+		+	+
Acanthaclisis occitanica (Vill.) .	+	+		W									
Ascalaphus libelluloides (Schäff.)	+	+		+		+	★	+	+	+	+	+	+
— *longicornis* (L.)	+	+		W		?		?	+		+		
— *macaronius* (Scop.) . .			?			?							
Total 79 Arten in der Schweiz	44	55	16	67	33	61	**57**	24	6	29	34	11	25

Psectra diptera Brm., *Megalomus algidus* Er. und *Chrysopa nigricostata* Br. in der Umgebung von Basel noch nicht festgestellt werden. Sie sind auch in der übrigen Schweiz sehr spärlich und zum Teil sogar nur einmalig aufgefunden worden. Ihre Anwesenheit in unserem Gebiet gewinnt jedoch dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass z. B. *Psectra diptera* Brm. in der Literatur auch von Strassburg angegeben wird (94). Auch die seltenen Arten *Mantispa styriaca* Poda und *Hypochrysa nobilis* Schn. sind bei uns bisher nur aus der weiteren Umgebung bekannt geworden (erstere bei Mülhausen und am Kaiserstuhl, letztere bei Freiburg i. Br.).

Raphidia flavipes Stein, die im Alpen- und Voralpengebiet recht häufig fliegt, dürfte bei uns ev. im Schwarzwald oder in den Vogesen anzutreffen sein. Ein kurzer, für unsere Zwecke jedoch ungenügender Literaturhinweis bei ALBARDA 1891 (1) gibt denn auch „Elsass" als Fundort an. *Raphidia nigricollis* Albarda wurde bei Bern und Zürich in Anzahl gefangen und wird sicher auch in Basel nicht fehlen, wie auch die beiden Raphidien *ophiopsis* L. und *xanthostigma* Schumm. bei ihrer Anwesenheit in der weitern Umgebung (vergl. Faunenkatalog) im Basler Faunengebiet zu erwarten sind.

Es fehlen bei uns weiter die boreo-alpinen Arten *Hemerobius fenestratus* Tjed. (bisher nur in einem Exemplar aus dem Wallis bekannt), *Kimminsia mortoni* McLachl. und *Wesmaelius quadrifasciatus* Reut., welch letztere Formen in den Alpen relativ häufig gefangen werden. Da diese Arten reine Nadelwaldbestände bevorzugen, dürften sie bei uns höchstens im westlichen Jura (Berner Jura) oder im Schwarzwald und in den Vogesen zu erwarten sein. Tatsächlich wird die eine dieser Spezies, *Wesmaelius 4-fasciatus* Reut. von MACLACHLAN 1885 (101) bereits für die Vogesen angegeben.

Chrysopa viridana Schn., *Dendroleon pantherinus* Fbr., *Formicaleo tetragrammicus* Fbr. und *Ascalaphus longicornis* L. sind als südliche Elemente bisher nur in der Südschweiz oder im Wallis gefunden worden. Die beiden erstgenannten Formen sind recht selten, wogegen z. B. *Ascalaphus longicornis* L. im Wallis massenhaft fliegt. Die beiden letztgenannten Arten gehören überdies zu den Einwanderern in die Randzonen der Oberrheinischen Tiefebene, wo *Formicaleo* in einem Exemplar vom Vogesenrand (Ruffach) und *Ascalaphus longicornis* aus dem Kaiserstuhl bekannt ist. Letztere Art ist nun auch in einem Stück — gewisser-

massen als Zwischenposten von Südwesten her — in den Südvogesen gefangen worden (vergl. S. 303). Auch *Acanthaclisis occitanica* Vill., *Chrysopa formosa* Br. und *Chrysopa abbreviata* Curt. weisen bis jetzt in der Schweiz fast ausschliesslich südliche Fundorte auf, obwohl diese drei Arten im übrigen Europa an geeigneten Stellen weit nördlicher vorkommen. Am ehesten wäre *Chrysopa abbreviata* Ct. in den Büschen der Rheinebene zu vermuten.

Anders liegt der Fall für *Ascalaphus macaronius* Scop., der ein für die Schweiz umstrittenes Objekt darstellt. Wir finden die Art in den Arbeiten von Meyer-Dür 1875 und Huber 1916 erwähnt. Meyer-Dürs (120) Bezeichnung geht eindeutig auf den bei ihm nicht genannten *A. longicornis* L. Die Meldung vom Jura durch Huber (59) beruht auf einer Fehlbestimmung eines frisch geschlüpften Exemplars von *Ascalaphus libelluloides* Schäff., wie anlässlich einer Revision festgestellt werden konnte. Nun existiert aber im Schaffhauser Museum doch ein wirkliches Exemplar von *Ascalaphus macaronius* Scop., mit der Bezeichnung „Schaffhausen, coll. Seiler". Leider fehlt das genaue Fangdatum, sodass seine schweizerische Herkunft nicht absolut sicher steht. Immerhin wäre eine Einwanderung dieses pontischen Elementes durch das Donautal ins Schaffhauser Randengebiet durchaus denkbar.

Aus den erwähnten Tatsachen über die Verbreitung der einzelnen Formen im Gebiet und in Europa geht hervor, dass das Gros der Arten durchaus in den in Mitteleuropa allgemein verbreiteten Faunenkomplex hineingehört. Als einziges fremdes Faunenelement (nach den bisherigen Verbreitungskenntnissen der Arten) kommt für unser eigentliches Exkursionsgebiet nur *Ascalaphus libelluloides* Schäff. mit mediterraner (?) Herkunft in Betracht. Da aber die Verbreitung dieser Art im Mittelmeergebiet nicht sehr überragend, diejenige in Mitteleuropa aber sehr gross ist (in den Alpen bis über 2000 m !), kann man sich ernstlich fragen, ob diese Spezies als mediterran angesprochen werden darf. Zudem sind die Varietätsverhältnisse bei dieser Gattung nach v. d. Weele 1908 (190) derart kompliziert, dass die Angaben der mediterranen Verbreitung sehr wahrscheinlich auf Verwechslungen mit einer verwandten Art beruhen.

Für die Coniopterygiden ist es z. T. ausserordentlich schwierig, zoogeographisch etwas auszusagen, da sie sehr oft übersehen wurden und wir deshalb noch weit davon entfernt sind,

hier ein klares Verbreitungsbild in Europa zu erkennen. So deuten die bisherigen Fund von *Aleuropteryx loewei* Klap. und *Parasemidalis annae* Endl. in unserem Gebiet auf wärmeliebende Formen hin. Ob aber diese Wärmeliebe mit einer südlichen Herkunft zusammenhängt, ist vorderhand nicht festzustellen.

Interessant ist die Beobachtung, dass die xerothermen Lokalitäten des Schwarzwald- und Vogesenrandes mehr südliche Elemente unter den Neuropteren aufweisen, als diejenigen des Basler Jura. So haben wir ja bereits auf *Ascalaphus longicornis* L. hingewiesen, der schon längst aus dem Kaiserstuhl bekannt war. Die Angaben Fischers 1851 (38) von Waldshut können nur mit Fragezeichen aufgenommen werden, da weitere Bestätigungen und genauere Angaben fehlen. Doch wurde nun die in Frankreich weit verbreitete Art in einem Exemplar an einem Trockenhang der Südvogesen gefangen. *Formicaleo tetragrammicus* Fbr., der sogar von warmen Standorten Mitteldeutschlands angegeben wird (z. B. Lauterborn 1922, S. 246 (87): Rheinpfalz), ist nun auch an den Kalkhügeln von Ruffach (Vogesenrand) gefunden worden. Eine ebenfalls wärmeliebende Neuroptere, *Mantispa styriaca* Poda, war bisher nur aus den Mitteilungen Lauterborns 1922 (87) vom Kaiserstuhlgebiet bekannt. Nun wurde sie aber auch auf der elsässischen Rheinseite bei Mülhausen erbeutet.

Aus all diesen Erwähnungen scheint mit Deutlichkeit hervorzugehen, dass sich für die Einwanderung der südlichen (lusitanischen und pontomediterranen) Formen der Weg durch die Burgunderpforte, resp. das Rhone-Saone-Tal als weit günstiger erwiesen hat, als etwa über die wohl rauheren Jurasüdhänge und -weiden, die sonst auch für derartige Einstrahlungen empfänglich sind.

Nach bisherigen Ermittlungen scheint keine Neuroptere direkt aus dem Osten in unser Gebiet gelangt zu sein, weshalb bei uns die rein pontischen Elemente, wie *Ascalaphus macaronius* Scop., fehlen.

Die bisher bekannt gewordenen boreo-alpinen Formen sind zugleich Nadelholzspezialisten, haben also, abgesehen von der relativ geringen Höhenlage des Basler Jura, hier auch der Zusammensetzung der Pflanzenwelt wegen keine günstigen Entwicklungsbedingungen. Sogar im ausländischen Gebiet ist bisher nur eine derselben, *Wesmaelius 4-fasciatus*, in den Vogesen nachgewiesen worden (MacLachlan 1885 (101)).

Wir erkennen also, was auch der kleinen Übersichtstabelle zu entnehmen ist (Tab. 5), dass von den 9 möglichen südlichen Neuropterenelementen, die in der Schweiz und in Mitteleuropa vorhanden sind, nur 3 in die weitere Umgebung Basels einzudringen vermochten, und dass nur 1 boreo-alpine Art unser erweitertes Gebiet bewohnt. Im eigentlichen Exkursionsgebiet haben wir kein einziges fremdes Element zu verzeichnen.

Dass durch eine bessere Verbreitungskenntnis mit der Zeit noch weitere Neuropteren, die bisher zu den mitteleuropäischen Formen gerechnet werden mussten, als fremde Faunenelemente erkannt werden, ist mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit anzunehmen und ja auch für die *Coniopterygidae* schon angedeutet worden (S. 308).

Tabelle 5.

Zoogeographische Vergleichstabelle (fremde Elemente).

	Mitteleuropa	Schweiz	Alpen (+ Wallis)	Basel (+ Jura)	Baden (+ Kaiserstuhl) (+ Schwarzwald)	Elsass (Vogesen)
Gesamtzahl der Arten [1] . .	84	79	67	57	42	50
Allg. mitteleurop. Elemente [2]	72	67	58	57	40	46
Boreo-alpine Elemente [3] . .	3	3	3	—	—	1
Südliche Elemente [4]	9	? 9	6	—	2	3

1 *Neuropteroidea (Megaloptera + Neuroptera).*
2 Hauptverbreitung in Mitteleuropa, z. T. bis Asien, Afrika, Nord-Amerika.
3 Die boreo-alpinen Elemente der Schweiz:
Hemerobius fenestratus Tjeder.
Kimminsia mortoni MacLachlan.
Wesmaelius 4-fasciatus Reuter (Vogesen).
4 « Südliche Elemente » will sagen, dass die Hauptverbreitung in Gebieten südlich der Schweiz liegt:
Mantispa styriaca Poda.
Chrysopa nigricostata Brauer.
— *viridana* Schneider.
— *formosa* Brauer.
Dendroleon pantherinus Fabricius.
Formicaleo tetragrammicus Fabricius.
Acanthaclisis occitanica Villers.
Ascalaphus longicornis Linné.
— *macaronius* Scopoli.
Bei den meisten dieser Arten handelt es sich um Tiere, die den osteuropäisch-asiatischen Steppengebieten entstammen und deshalb in ihrer Verbreitung oft asiatische Länder aufweisen. Nach Westen hin werden sie zum Teil spärlicher, können sich aber auch durch das ganze Mediterrangebiet hindurch bis Marokko und Spanien finden *(Formicaleo tetr.)* und dann von Westen her als scheinbar lusitanische Elemente in unser Land eingedrungen sein. — Auf das westliche Mittelmeergebiet beschränkt ist allein *Ascalaphus longicornis*, der sein rein pontisches Spiegelbild in *A. macaronius* hat. — Ebenfalls rein pontisch, d. h. bisher noch nie am Mittelmeer oder in Nordafrika gefunden, scheint *Dendroleon pantherinus* zu sein. Ausschliesslich im Mittelmeergebiet ist hingegen *Chrysopa viridana* beheimatet, die den östlichsten Fundort in Griechenland aufweist.
Die drei Spezies, die dem Alpengebiet (incl. Wallis) im Vergleich zur Schweiz fehlen, sind *Mantispa styr.*, *Dendroleon panth.* (Tessin) und *Ascalaphus macaronius* (ev. Schaffhausen ?). Baden und Elsass haben *Mantispa* und *Ascalaphus longicornis* gemeinsam; das Elsass weist dazu noch *Formicaleo tetragrammicus* auf.

B. BIOLOGISCH-OEKOLOGISCHER TEIL

1. Vergleichende Biologie der Familien.

Wenn hier versucht werden soll, die verschiedenen Familien der *Neuropteroidea* in biologischer Hinsicht miteinander zu vergleichen, so hat dies vor allem den Grund, die systematische Stellung der Gruppen von biologischer Seite her zu beleuchten, ein Weg, der ja in letzter Zeit schon mehrfach eingeschlagen worden ist. Vor allem war es Withycombe, der 1924 (197) in vorbildlicher Weise phylogenetische Zusammenhänge auf biologischer Grundlage erörtert hat. Seine Arbeit war denn auch diesbezügliches Vorbild für die neueste Monographie der britischen *Neuroptera* von Killington 1936 (66). Wenn auch im folgenden manche Doppelspurigkeit zu den englischen Arbeiten vorhanden sein wird, muss doch betont werden, dass wir Familien in den Diskussionsbereich einbeziehen, die bei Killington fehlen. So vor allem die beiden Familien der Ordnung *Megaloptera*, dann auch die in England fehlenden *Myrmeleonidae* und *Ascalaphidae*. Weiter soll diese Behandlung Rechenschaft über den bisherigen Stand unserer Kenntnisse auf biologischem Gebiet geben, damit so das zukünftige Arbeitsfeld besser umrissen ist. Gleichzeitig findet sich auch Gelegenheit, die eigenen Beobachtungen als Ergänzung oder Bestätigung dem schon bekannten anzufügen.

a) *Die Imago.*

So verschieden im einzelnen die Familienvertreter aussehen, zeigen sich doch gewisse gemeinsame Züge in ihrem Verhalten. In der Ruhestellung tragen z. B. alle ihre Flügel steil dachförmig über dem Körper geschlossen, und mir ist nur von den *Myrmeleonidae* und *Ascalaphidae* ausserdem eine zweite Ruhestellung mit ausgebreiteten Flügeln bekannt, die vornehmlich bei kurzen Zwischenhalten während der Flugstunden eingenommen wird.

Die *Ascalaphidae* sind die einzigen einheimischen Neuropteren, die ausschliesslich ihre Vorderflügel als Schwingen gebrauchen, während die ruhig gehaltenen Hinterflügel als Steuer Verwendung finden. Diese Erscheinung der Arbeitsteilung der Flügel, auf die

schon v. d. Weele 1908 (190) aufmerksam macht, findet sich sonst nur noch bei den nahe verwandten Nemopteriden Südeuropas und der Tropen, bei welchen die Hinterflügel zum Teil in lange Balancierfäden auslaufen.

Mit Ausnahme der *Megaloptera*, *Mantispidae* und *Ascalaphidae*, die ihre Hauptaktivitätsperiode am Tage besitzen, sind die meisten *Neuroptera* in der Hauptsache Nachtflieger. Ein Kriterium hierfür liefert uns der Lichtfang. Während die Vertreter vorerwähnter Familien nie am Licht gefangen wurden, bevorzugen die *Coniopterygidae*, *Osmylidae*, *Sisyridae*, *Hemerobiidae*, *Chrysopidae* und *Myrmeleonidae* die Nacht als Flugzeit und werden dann auch häufig am Licht gefangen und beobachtet. Wenn einzelne dieser Formen gelegentlich am Tage fliegend angetroffen werden, so beruht dies wohl meist darauf, dass sie von ihrem Standort aufgescheucht worden sind, oder aber, dass an ihrem Lebensort, z. B. im Waldesinnern mehr oder weniger Dämmerungsdunkel herrscht. So können diese Nachtflieger auch bei Tag mit Leichtigkeit durch Klopfen und Abstreifen der Sträucher und Baumäste mobil gemacht und gefangen werden (vergl. S. 254). Es ist mir auf Exkursionen immer wieder aufgefallen, dass an bewölkten Tagen hie und da eine fliegende Form (z. B. *Hemerobius micans*, *Chrysopa carnea*) angetroffen wird, dass aber bei hellem Wetter die fliegenden Neuropteren dieser Familien sozusagen fehlen.

An Hand seiner häufigen Lichtfänge von Coniopterygiden kommt Withycombe 1923 (194) zum Schluss, dass bei dieser Familie nur die Männchen positiv phototropisch seien. Bei den Lichtfängen von Williams und Killington 1935 (192), die mit automatisch registrierenden Fanggeräten ausgeführt wurden, sind sowohl männliche als auch weibliche Hemerobiiden und Chrysopiden am Licht vorgefunden worden. Weiterhin haben die Engländer die interessante Feststellung gemacht, dass die Hemerobiiden eine Vorliebe für die Stunden vor Mitternacht zeigen, während sich die Chrysopiden in der Hauptsache nach Mitternacht auf Flug befinden. Obgleich aus meinem Materiale zahlreiche Einzelbeobachtungen vorliegen, genügen sie nicht, um auf diese Eigentümlichkeiten der Flugperioden und Bevorzugung spezieller Flugzeiten weiteres Licht zu werfen.

Ob im Freiland ein Zusammenhang zwischen Schlüpfzeit der Imago und der Tageszeit besteht, oder ob nur

die günstigsten Aussen- und Innenfaktoren hierbei eine Rolle spielen, kann nicht entschieden werden. Meine Vermutung geht dahin, dass die Tagflieger in der Regel am frühen Morgen und die Nachtflieger meistens beim Einbruch der Abenddämmerung die Puppenhaut verlassen. Sie stützt sich auf verschiedene Freiland- und Zuchtbeobachtungen, die hier dargestellt werden sollen, da die Literatur hierüber wenig Auskunft gibt.

Tagflieger.

Freilandbeobachtungen.

Sialis lutaria.

19.4.36. (Neuweg, Elsass), ca. 10 h: zahlreiche, frisch geschlüpfte Männchen.
26.4.36. (Neuweg, Elsass), ca. 8—11 h: zahlreiche, frisch geschlüpfte Imagines steigen aus dem Gras auf, wo einige leere Puppenexuvien an der Erdoberfläche gesammelt werden können.
10.5.37. (Spitalmattweiher, Lange Erlen, Basel), ca. 13.30—14.15 h: zahlreiche leere Puppenhäute an der Erdoberfläche liegend. 13.45 h z. B. eine männliche Puppe beim Durchbrechen der Sandoberfläche beobachtet.

Ascalaphus libelluloides.

13.6.37. (Himmelriedweid, Baselland), ca. 10 h: 1 frisch geschlüpftes Weibchen.

Zuchtbeobachtungen.

Sialis lutaria.

2.5.36. (Zucht-No. 222), vor 8 h: 1 Männchen frisch geschlüpft.
18.11.37. (Zucht-No. 597), vor 10.30 h: 1 Weibchen frisch geschlüpft.

Raphidia major.

26.3.38. (Zucht-No. 600 E), vor 11.20 h, 1 Exemplar geschlüpft.
28.3.38. (» 601 S), vor 10 h, 1 Exemplar geschlüpft.

Raphidia notata.

19.2.38. (Zucht-No. 599 D), vor 9 h, 1 Exemplar geschlüpft.
9.3.38. (» 599 F), vor 8 h, 1 Exemplar geschlüpft.
21.3.38. (» 601 D), vor 8 h, 1 Exemplar geschlüpft.
23.3.38. (» 601 C), vor 8.15 h, 1 Exemplar geschlüpft, um 8.15 h noch nicht ausgefärbt!

Nachtflieger.

Freilandbeobachtungen.

Euroleon nostras (= *E. europ.* M'L.).

2.8.37. (Käppelirain bei Therwil, Baselland), 19.30—21.30 h: 2 Imagines beim Schlüpfen beobachtet.
3.8.37. (ditto), 19.30—21.30 h: 1 Imago beim Schlüpfen beobachtet.

Zuchtbeobachtungen.

Kimminsia subnebulosa (*Boriomyia*).

1.8.36. (Zucht-No. 345), 18 h: soeben geschlüpft.

Euroleon nostras.

17.7.36. (Zucht-No. 155), 18—20.30 h.
20.7.36. (» 198), 12—15.30 h. (Ausnahme !).
10.7.36. (» 211), 17—18.30 h.
9.7.36. (» 260), ca. 18—19.30 h.
19.7.36. (» 262), ca. 18—19 h.
17.7.36. (» 263), ca. 16—18 h.
21.7.36. (» 273), ca. 18—20 h.
3.8.36. (» 308), ca. 20—22 h.
22.7.37. (» 510), ca. 19—21 h.
21.7.37. (» 511), ca. 19—21 h.
9.7.37. (» 533), ca. 20.30—22.30 h.
6.7.37. (» 582), 18—19 h.

Myrmeleon formicarius.

14.6.35. (Zucht-No. 41), abends (?).
17.6.35. (» 48), zwischen 7 und 13 h (Ausnahme !).
21.5.36. (» 201), ca. 16.30—18.30 h.
6.7.36. (» 216), ca. 16—18 h.

Etwas anders scheinen, nach den Zuchtbeobachtungen zu schliessen, die Verhältnisse der Schlüpfzeiten bei einigen anderen Formen zu sein. So ist vor allem bei den Chrysopiden eine weniger starke Bindung an spezielle Tageszeiten festzustellen, wie auch *Osmylus chrysops* im einzigen beobachteten Fall am Morgen schlüpfte:

Osmylus chrysops.

20.6.36. (Zucht-No. 318), 8 h: 1 Exemplar frisch geschlüpft.
(22.5.34., nach David 1936 (26), S. 204), 6 h: frisch geschlüpft.)

Chrysopa carnea.

25.6.36. (Zucht-No. 242 *b*), 7.27 h: Platzen der Puppenhülle.
2.6.36. (» 218), 8.22 h: ditto.
11.7.36. (» 287), 19 h: Imago frisch geschlüpft.

Chrysopa flavifrons.

12.6.36. (Zucht-No. 257), 9.20—11.02: Dauer des Schlüpfaktes; 10.54 h: Platzen der Puppenhülle.

Chrysopa prasina.

10.6.36. (Zucht-No. 246), zwischen 9 h und 18 h (?).
8.6.37. (» 561), zwischen 17 h und 22.30 h.

Chrysopa perla.

13.7.36. (Zucht-No. 291 *a*), 7.30 h: frisch geschlüpft.
11.7.36. (» 291 *b*), 8 h: ditto.
1.7.36. (» 324), zwischen 8 h und 14 h (?).

Chrysopa 7-punctata.

21.7.35. (Zucht-No. 82), 10.20 h: frisch geschlüpft.

Nathanica capitata.

10.4.37. (Zucht-No. 415), zwischen 8.30 und 13 h.

Auch auf einer Südschweiz-Exkursion konnte am frühen Morgen, beim Anstieg zum San Salvatore, ein frisch geschlüpftes, noch weiches Exemplar von *Chrysopa perla* gefangen werden, sodass es doch den Anschein hat, als wären die Zuchtdaten nicht ganz unnatürlich. Zudem stellte WITHYCOMBE 1922 (193) für England auch gerade für diese beiden Familien der *Osmylidae* und *Chrysopidae* eine doppelte Schlüpfzeit fest, indem er auf S. 516 und S. 550 bemerkt: „Emergence takes place in morning or evening".

Während die vorgenannten, mehr phänologischen Erscheinungen eher willkürlich auf die Familien verteilt scheinen, sind die Kopulationsverhältnisse bessere Wegweiser für den Zusammenhang der Familien. Denn beim Verhalten der Geschlechter in der Kopulation, durch den Bau der chitinisierten Genitalanhänge bedingt, tritt im allgemeinen der konservative Charakter deutlicher zu Tage. Dabei dürfte die Paarungsstellung der einzelnen Gruppen besonders aufschlussreich sein. Wohl finden wir in der Literatur einzelne Kopulationsstellungen beschrieben oder ange-

deutet; nirgends aber ist ein Vergleich der verschiedenen Stellungen durchgeführt.

Für *Sialis lutaria* gibt die Arbeit von Dubois und Geigy 1935 (32) mit ihren sorgfältigen Darstellungen guten Aufschluss. Wie auch die eigenen Beobachtungen bestätigen können, steht hier das Männchen hinter dem Weibchen, dem es sich auch von hinten genähert hat. Es wird durch die Wirkung bestimmter Geruchsdrüsen vom Weibchen angezogen. Es schiebt sich dann von hinten her unter dessen Abdomen vor und bringt zugleich seinen seitwärts nach oben und vorne geschlagenen Hinterleib zur Vereinigung mit demjenigen des Weibchens; die Männchenflügel der betr. Seite sind dabei fächerartig aufwärts gespreizt. Die beiden Partner verharren während der Kopula an derselben Stelle, sei es auf einem Schilfblatt, an einem Pfahl oder dergleichen.

Ganz ähnlich ist nun das Verhalten der Raphidien. Für *Raphidia notata* hat Kästner 1934 (62) die Kopula beschrieben, sie allerdings nur in ihren Endphasen beobachten können, weshalb die merkwürdige Paarungsstellung, wie sie von Handlirsch ins Handbuch der Zoologie (54) übernommen wurde, bisher nie richtig verstanden werden konnte. Ich hatte nun das Glück, die Kopula bei derselben Spezies in ihrem ganzen Verlaufe beobachten zu können (33 *b*). Es sei hier nur das festgehalten, was im Vergleich zu *Sialis* Bedeutung hat. Auch bei *Raphidia* nähert sich das Männchen dem Weibchen von hinten und die Ausgangsstellung der Kopula ist genau dieselbe wie bei *Sialis*. Nur konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden, ob der männliche Kopf ebenso satt an das weibliche Abdomen gepresst wird, wie dies für *Sialis* typisch ist. Bei *Raphidia* verharrt nun aber das Paar nicht an Ort und Stelle, sondern es wird mobil. Das Weibchen läuft vorwärts, wobei das hilflosere Männchen passiv in Rückenlage abgerollt und umhergeschleift wird. Während der Verlauf der Kopula bei *Raphidia* und *Sialis* so völlig anders anmutet, so muss doch der übereinstimmende Beginn der eigentlichen Paarungsstellung hervorgehoben werden.

Diese Beobachtungen gemeinsamen Verhaltens verdienen auch von systematischer Seite aus einiges Interesse. Während Handlirsch 1908 (53) die *Raphidiidae* als eigene Gruppe ablöst, werden sie von Tillyard 1918 (183) auf Grund gemeinsamer morphologischer Züge mit den Sialiden zu den *Megaloptera* gestellt. Für

diese Vereinigung sprechen denn auch diese gemeinsamen biologischen Züge (vergl. auch S. 330).

Wie im systematischen Teil erwähnt wurde, nehmen die *Coniopterygidae* innerhalb der *Neuroptera* eine umstrittene Stellung ein. Withycombe 1924 (196) war der erste, der sie an den Anfang der Ordnung stellte. Eine Festigung dieser Ansicht ist nun meines Erachtens der Umstand, dass diese kleinen Formen innerhalb der *Neuroptera* die einzige Familie sind, die in ihrer Kopulationsstellung genau mit derjenigen der *Megaloptera* übereinstimmt. Es soll damit nicht eine direkte Ableitung angedeutet sein, sondern einzig und allein die Annäherung dieser Familie an die Wurzel der *Neuroptera* gerechtfertigt werden. Wohl hat Withycombe diese Kopula genau gekannt und 1922 für *Parasemidalis annae* ausführlich beschrieben; doch ist in der Literatur noch nie auf diese Übereinstimmung hingewiesen worden, weil eben die *Megaloptera* für gewöhnlich von den Neuropterologen gesondert behandelt worden sind.

Eine Freilandbeobachtung (6.7.34, 9—9.06 h) der Kopulation bei *Coniopteryx tineiformis* und zwei Beobachtungen an *Conwentzia psociformis* stimmen im ganzen Verlaufe und in der Stellung genau mit den von Withycombe an *Parasemidalis* gemachten überein. Der Bedeutung halber sei über die englische Abhandlung hinaus die Paarung der Coniopterygiden am Beispiel von *Conwentzia psociformis* Ct. ausführlich beschrieben:

Zucht No. 85, [4. Juli 1935], 18.50—18.58 h:

Männchen und Weibchen rennen und hüpfen einander nach, bis sie (nach etwa 5 Minuten) rechtwinklig zueinander, Kopf gegen Kopf, stehen bleiben und sich mit den Fühlern betasten. Nach diesem Vorspiel bewegen sie sich wieder von Ort. Bei nächster Gelegenheit hüpft das Männchen in kurzem, hastigem Flug von hinten her an die leicht klaffenden Flügel des Weibchens und drängt sich mit gesenktem Kopf zwischen dieselben und unter das weibliche Abdomen vor, bis es mit seiner Stirne an die Hintercoxen der Partnerin stösst. Gleichzeitig umklammert es mit seinen Vordertarsen die Hinterschenkel des Weibchens und schlägt sein Abdominalende nach oben und vorne zur Vereinigung mit dem nach oben und hinten gerichteten weiblichen Hinterleib (Abb. 3). Im Gegensatz zur Kopula von *Sialis*, an die diese Vorgänge sonst mit aller Deutlichkeit erinnern, wird das männliche Abdomen hier nicht seitlich, sondern in der Medianebene nach vorne geschlagen. Dadurch verbleiben die Flügel in Normallage, wie dies für *Raphidia* in der beweglichen Phase der Paarung ebenso zutrifft. Die männlichen

Antennen schauen während des Vorganges seitlich unter den weiblichen Flügeln hervor, was auf der halbschematischen Zeichnung nicht dargestellt wurde. Oft ist das Männchen etwas aktiver und stösst leicht nach vorne, wobei das ruhigere Weibchen bisweilen fast zu Boden gedrückt wird. Der undurchsichtigen, weiss bestäubten Flügelchen wegen konnte die genaue gegenseitige Stellung der Abdomina nur beim gelegentlichen Spreizen der weiblichen Flügel gesehen werden.

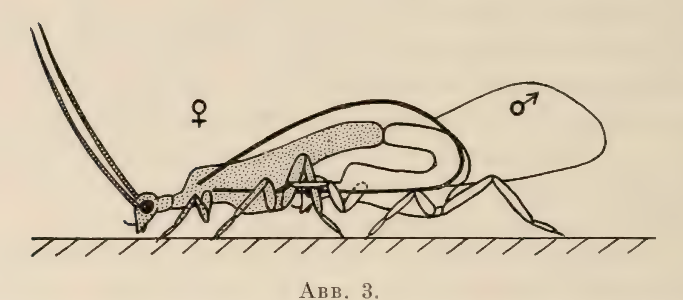


Abb. 3.

Kopulationsstellung von *Conwentzia psociformis* (Ct.), [22. Juni 1934].

Mit Ausnahme der *Myrmeleonidae* und *Ascalaphidae*, deren Paarung wir noch nicht ganz genau kennen, gilt für alle übrigen Familien der *Neuroptera* diejenige Paarungsstellung als Norm, bei der Männchen und Weibchen nebeneinander stehen, was ich für *Osmylus* und *Sisyra* bestätigen konnte. Für die Chrysopiden sind wir auf die amerikanische Arbeit von Smith 1922 (159) angewiesen, da die Kopula dieser doch so häufigen Formen bei uns noch nie beschrieben wurde und auch von mir nicht beobachtet werden konnte. Sie wird wahrscheinlich ausnahmslos in der Nacht stattfinden. Die seitliche Stellung der Partner gilt hier so gut wie bei den Hemerobiiden, wo sie Killington verfolgte (1931, (63)).

Von allen Autoren wird der merkwürdige Kopulationsvorgang resp. dessen Vorspiel bei *Osmylus* hervorgehoben, und es wäre eigentlich den genauen Beobachtungen von Withycombe 1922 (193) und Killington 1931 (64) nichts hinzuzufügen, wenn nicht zu einigen Äusserungen Davids 1936 (26) Stellung genommen werden

müsste. Dieser weicht nämlich in seiner Schilderung über die Funktion der Coxalzäpfchen der weiblichen Vorderbeine von allen übrigen Beobachtern ab. Er schreibt, nachdem er das Vorspiel ausführlich und mit andern Beobachtern übereinstimmend beschrieben hat, wörtlich folgendes (S. 186): „Kommt die Kopula zustande, dreht sich eins der Tiere (meist das Weibchen) ... herum, so dass es an die Seite des Partners kommt, und biegt seinen Hinterleib..." und weiter unten: „in gleicher Weise kann die Kopula auch vor sich gehen, wenn beide Tiere von einer waagrechten Decke, ... herabhängen. Nur in diesem Falle kann der Haken am weiblichen Femur (1. Beinpaar) gelegentlich vom Männchen zum Festhalten benützt werden." Abgesehen davon, dass die Engländer dieses sonderbare Phänomen des anfangs passiven, aber lockenden Männchens genau beobachtet und beschrieben haben, muss auch ich betonen, dass in Basel die *Osmylus*-Männchen sich ausnahmslos während ihrer Umdrehung in Seitenstellung zum Weibchen an einem der weiblichen Coxalzäpfchen (diese befinden sich an der Coxa, nicht am Femur) festbeissen und dieses erst loslassen, nachdem die Vereinigung der Abdominalenden zustande gekommen ist.

Für unsere Myrmeleoniden sind die Kopulationsvorgänge noch völlig unbekannt. Die Paarung der Ascalaphiden hingegen ist von zwei Seiten her beschrieben worden: von Brauer 1854 (13) für *Ascal. macaronius* Scop. und von La Fresnaye 1846/1854 (82, 83) für *Asc. longicornis* L. Stitz 1931 (175) gibt die Zusammenfassung der beiden übereinstimmenden Schilderungen mit folgenden Worten wieder: „Bei der Kopulation ergreift das Männchen während des Fluges mit seinen zangenförmigen Abdominalanhängen das Weibchen am Hinterleibsende, und beide lassen sich dann schnell auf eine Pflanze nieder. Während der Kopulation hängen die Geschlechter in entgegengesetzter Richtung, den Kopf voneinander abgekehrt, zusammen..." Wygodzinsky hat (nach persönlicher Mitteilung) die Kopula in der eben angegebenen Stellung auch für *Ascalaphus libelluloides* beobachten können. Da das Vorspiel in der Luft vor sich geht, ist es nur schwer möglich, genaueres über die Art und Weise dieser ersten Vorgänge und Stellungen auszusagen. So wären denn vermehrte und genauere Beobachtungen auch bei *Ascalaphus* sehr erwünscht.

Wissenswert wäre auch die Kopulationsbeobachtung für die

Chrysopidengattung *Nathanica*, da dort merkwürdige Spermatophorenverhältnisse vermutet werden. Withycombe 1922 fand nämlich bei einem Weibchen von *N. capitata* die relativ grosse Spermatophore dorsal angeklebt (193). Nach diesem Autor soll übrigens die Anwesenheit einer Spermatophore für die ganze Ordnung der *Neuroptera* charakteristisch sein, wobei die *Coniopterygidae* ev. ausgenommen werden müssen. Da die Spermatophore jedoch in den meisten Fällen klein ist und manchmal ganz in den weiblichen Körper eingeschoben wird, ist ihre Anwesenheit sehr oft übersehen worden. Wie auch David 1936 (26) in seiner Dissertation über *Osmylus* berichtet, ist die Spermatophore hier besonders gross und gut sichtbar. Für *Sialis lutaria* haben Dubois und Geigy 1935 (32) ebenfalls eine deutliche Spermatophore nachweisen können, während ich bei *Raphidia* bisher keine solche habe äusserlich feststellen können, was aber nach dem vorhin Gesagten ihre Anwesenheit noch nicht ausschliesst.

Aus dem Komplex der Drüsenarten, wozu u. a. die ausstülpbaren Duftorgane der *Osmylus*-Männchen und die nur den Coniopterygiden eigenen Wachsdrüsen gehören, seien die Stinkdrüsen speziell erwähnt. Nach Withycombe 1924 (197) sind solche bei den *Myrmeleonidae* und *Chrysopidae* anzutreffen, wobei nur diejenigen der letzteren genauer, zuletzt von Šulč 1914 (179), analysiert worden sind. David 1936 (26) beschreibt, meines Wissens als erster, auch eine Stinkdrüse für *Osmylus* und gibt für das Tier einen unangenehmen, öligen Geruch an. Während mir weder bei den Ameisenjungfern noch bei *Osmylus* ein übler Geruch aufgefallen ist, habe ich bei einigen einheimischen Chrysopiden einen solchen feststellen können. Sicher gehört bei uns *Chrysopa 7-punctata* mit ihrem an Zahnfäulnis erinnernden Geruch an erste Stelle der schweizerischen „Stinkfliegen", wie die Chrysopiden von ältern Forschern (z. B. Sulzer 1761 (180)) bezeichnet wurden. Verschiedene Autoren, wie Alderson 1911 (2), Lacroix 1922 (76), MacLachlan 1874 (93) und Pariser 1917 (138) haben ebenfalls einzelne *Chrysopa*-Arten auf diese Eigenschaft hin geprüft. In Übereinstimmung mit diesen Feststellungen und durch eigene Beobachtungen ergänzt, komme ich zu folgender Zusammenstellung der schweizerischen Chrysopiden nach ihrem vom Menschen als unangenehm empfundenen Geruch:

Stinkende Formen:	Nicht stinkende Formen:
Chr. perla L.	*Chr. gracilis* Schn.
— *dorsalis* Brm.	— *carnea* Steph.
— *7-punctata* Wesm.	— *flavifrons* Brau.
— *formosa* Brau.	— *albolineata* Kill.
	— *nigricostata* Brau. (?)
	— *prasina* Brm.
	— *ventralis* Curt.
	— *abbreviata* Curt.
	— *phyllochroma* Wesm.
	— *ciliata* Wesm.
	Nineta flava Scop.
	— *pallida* Schn.
	— *vittata* Wesm.
	Nathanica fulviceps Steph.
	— *capitata* F.

b) *Das Ei und seine Ablage.*

Die Eier werden entweder einzeln oder in ganzen Gelegen abgesetzt. Eine Legeröhre kommt allein den Weibchen der Raphidien zu. Dubois und Geigy 1935 (32) haben den Legevorgang für *Sialis lutaria* genau beschrieben. Die schwarzbraun pigmentierten Eier stehen zu 5—800 in flächenhaften Gelegen und werden meist über dem Wasserspiegel abgelegt. *Raphidia* legt mit Hilfe der beweglichen Legeröhre seine blassgelben, länglichen Eier zu Haufen von 5 bis etwa 45 Stück in Rindenritzen. Die Coniopterygiden und Hemerobiiden legen ihre Eier einzeln ab, sei es an Nadel- oder Blattränder, unter Deckschuppen, usw. *Sisyra*, mit amphibisch lebender Larvenform, hat die bei den Neuropteren einzig dastehende Gewohnheit, die Gelege — in Rindenfurchen oder an Blattnerven — mit einem mehrfachen, feinen Gespinst zu decken (Abb. 4). Die Eier von *Osmylus* werden in Zeilen von 2—27 Stück (nach David 1936 (26)), Seite an Seite, an Moosblättchen oder anderswo, in Bachnähe

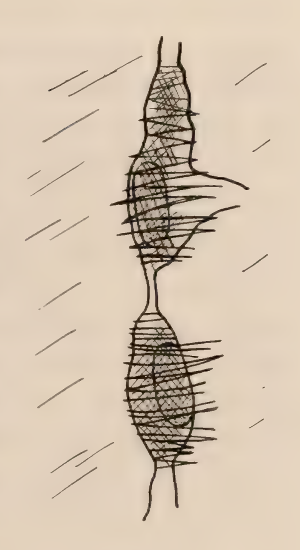


Abb. 4.
Eigespinste von *Sisyra terminalis* Ct. in Ritzen eines Flaschenkorkes.
Eilänge: ca. 0,32 mm.

abgelegt. Eigentümlich sehen die gestielten Eier der Mantispiden (nach Brauer 1852 (11)) und der Chrysopiden aus, wobei sich die einzelnen Arten oder Artgruppen der Chrysopiden zum Teil in der Anordnung der Eier (Einzelei, lockere und dichte Gelege, Eibüschel) unterscheiden, wie dies von mehreren Autoren gut beschrieben wurde (Lacroix (75, 76, 79), Frankenberg 1938 (40), Pariser 1917 (138), Withycombe 1922 (193), u.a.).

Die natürliche Eiablage von Myrmeleoniden ist bisher nur andeutungsweise beschrieben worden. Wohl deutet die eine oder andere Literaturnotiz (z. B. bei Meissner) darauf hin, dass dem betr. Autor die Ablage bekannt war; allein mir ist eine genaue Beschreibung derselben unbekannt. Auch bei *Ascalaphus* scheint die Eiablage nie direkt beobachtet worden zu sein, obwohl die regelmässig zweizeilig angeordneten Eigelege an Halmen längst bekannte Gebilde sind.

Nicht nur in der Gelegeanordnung, sondern auch in der Einzelform unterscheiden sich die Eier, wobei ein Hauptunterschied beobachtet sein will, der für die verschiedene Schlüpfweise der Junglarven von Bedeutung ist. Nur die auffallend grossen, zähhäutigen Eier der Myrmeleoniden und Ascalaphiden zeichnen sich durch den Besitz eines präformierten Deckels aus. Seine Grenzen werden allerdings zum Teil erst unmittelbar vor dem Schlüpfakt deutlich sichtbar. (vgl. S. 323)

Während Coniopterygiden, Sisyriden, Hemerobiiden und Chrysopiden meist regelmässig rundliche bis ovale Eiform zeigen, sind die Eier der Sialiden, Raphidiiden und Osmyliden deutlich schmal und langgestreckt. Da alle Eier, mit Ausnahme derjenigen von *Sialis*, eine unpigmentierte, durchscheinende Haut besitzen, verraten die gegen Ende der Embryonalzeit durchschimmernden Augen und Segmentstriche die Schlüpfbereitschaft der Junglarven, was besonders bei den Ascalaphiden mit ihrer mehrwöchigen Eiperiode ein erwünschtes Signal bedeutet. Hand in Hand mit diesen veränderten Strukturlinien geht auch eine Verfärbung der Eier — meist eine Verdunkelung. So sehen die anfangs rötlichgelben *Ascalaphus*-Eier mit der Zeit olivgrün bis bräunlich aus, die schön grün leuchtenden Chrysopideneier werden unansehnlich schmutziggrün und die *Osmylus*-Eier verfärben sich dunkelbraun. Alles ein Zeichen dafür, dass das betr. Ei befruchtet ist und die Entwicklung eingesetzt hat.

Wie bei *Sialis* von DUBOIS und GEIGY 1935 (32) betont wird, so konnte auch für *Sisyra terminalis* Ct. festgestellt werden, dass die Gelege in der überwiegenden Mehrzahl über dem Wasserspiegel abgelegt werden. Die Eigespinste fanden sich im Rheingarten der Zool. Anstalt nur an den übers Wasser hängenden Ästen und Zweigen der vorhandenen Bäume *(Carpinus*, *Prunus*, *Robinia*, *Sambucus)* und auch an diesen nur so weit, als die betr. Äste tatsächlich über das Wasser (Rhein bei Basel) ragten. Während nach den Angaben von WITHYCOMBE 1922 (193) *Sisyra fuscata* ebenso häufig an Blätter wie an Holz legen soll, wurden bei der andern Spezies *(terminalis)* nie — mit Ausnahme eines einzigen Eies, das im Zuchtgefäss an einem Blatt abgelegt worden war — Eigelege an Blättern vorgefunden. Hier steckten sie stets an runzeligen Stellen der Borke, meist in der Umgebung von Blattnarben.

c) *Die Larve.*

Das Schlüpfen der Junglarve aus dem Ei ist verschiedentlich genau beschrieben worden (HAGEN 1859 (50), PARISER 1917 (138), WITHYCOMBE 1922 (193), DUBOIS und GEIGY 1935 (32), DAVID 1936 (26), FRANKENBERG 1938 (40)). Während sich die schlüpfende Larve in der Mehrzahl der Fälle mit Hilfe einer Eisäge oder eines Eischalensprengers die erste Ritze in die Eihülle sägt oder reisst, steht dies bei den schon erwähnten Eiern der Myrmeleoniden und Ascalaphiden mit ihren präformierten Deckeln anders. BRAUER 1854 (13) hat hier den Schlüpfakt für *Ascalaphus macaronius* Scop. genau beschrieben. Das Wesentliche dieses Schlüpfverlaufes sei für *A. libelluloides* Schäff. nach eigener Beobachtung wiederholt. Die zahlreichen Gelege stammten von den sonnigen Halden der Follaterres (Wallis); doch konnten sie später vereinzelt auch im Jura nachgewiesen werden. Zunächst sei festgehalten, dass nicht alle Larven eines Geleges gleichzeitig schlüpfen. Der Schlüpfakt eines ganzen Geleges zieht sich vielmehr über mehrere Tage (meist 2—3) hin. Ebenso konnte beim Schlüpfen keine bestimmte Reihenfolge innerhalb dieser Eizeilen — etwa dem Ablagealter folgend — beobachtet werden. Der Schlüpfbeginn der ersten Larven eines Geleges fiel meist in die Abendstunden (20 bis 21 h), während die Nachzügler oft auch mitten in den Folgetagen (10 h oder 14 h z. B.) zu schlüpfen begannen. Schlüpfbereite Gelege erkannte man an der deutlichen, von der Segmentierung der durch-

schimmernden Larve herrührenden Zebrastreifung ihrer Eier. Zuerst sah man den feinen, vorgebildeten, rundlichen Deckelspalt sich immer mehr verbreitern (Abb. 5 *a*, *b*), bis der Deckel schliesslich an dem vom Stengel abgewandten Pole nach einer beliebigen Stelle hin aufsprang. Bald war der prall geschwollene Hinterkopf der Junglarve zu sehen, unter dessen Druck der Deckel gewichen war (Abb. 5 *c*). Der ventral eingeklappte Kopf mit den noch gestreckten, weichen Zangen schob sich in der Folgezeit immer

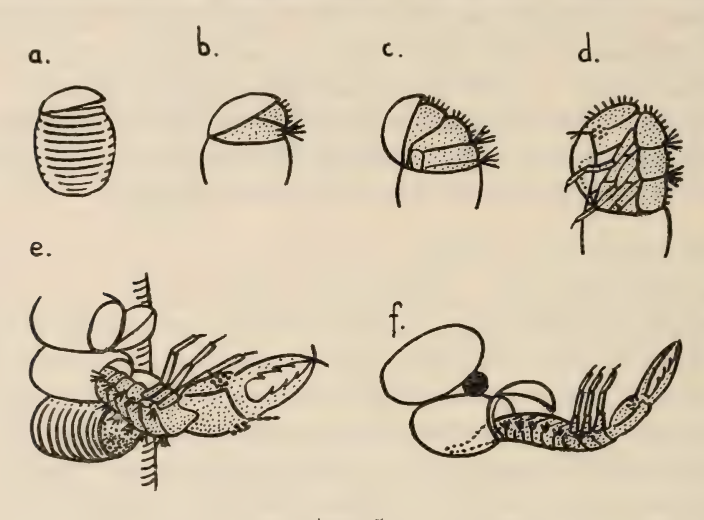


Abb. 5.

Schlüpfakt von *Ascalaphus libelluloides* (Schäff.):

a, *b*) Abheben des präformierten Eideckels. Bei *a* schimmern die Segmentgrenzen durch die Eihülle.
c) Der Eideckel liegt noch der Stirne der langsam herausgleitenden Larve an.
d) Vorder- und Mittelbeine sind frei; der Kopf mit den Saugzangen ist immer noch ventral eingeschlagen.
e) Eben sind die Saugzangen aus den Embryonalhüllen gezogen worden, sodass der Körper nun erstmals ganz ausgestreckt werden kann.
f) Die ruhende Larve hält sich nur noch mit dem Abdominalende (und dem ausgestülpten Rectum) in der leeren Eihülle fest.

weiter aus dem Ei, ab und zu in der wohl anstrengenden Arbeit inne haltend (Abb. 5 *d*). Bei diesem allmählichen Herauskommen verhindern die starken Borstenbüschel an Thorax und Abdomen ein zu rasches Entgleiten der Larve. Zuerst wurden die Vorderbeine aus ihren Embryonalhauttaschen gezogen, und bald war dann die Larve imstande, auch die Saugzangen aus ihrem Futteral zu be-

freien, wodurch endlich der Körper ganz ausgestreckt werden konnte (Abb. 5 *e*). In dieser Stellung verharrte sie meist einige Sekunden oder gar Minuten. Dann begann sich das Jungtier zu dehnen und zu strecken. Manchmal wurden die Mittelbeine schon vor den Zangen frei. Wenn schliesslich alle Beine befreit waren, hielt sich die Larve oft noch eine Weile mit dem ausgestülpten Enddarm und dem verlängerten Abdominalende im Ei fest (Abb. 5 *f*). Als letztes wurde dann noch das fingerförmig ausgestülpte Rectum aus der Eihülle gezogen, worauf die Larve völlig frei, oft mehrere Stunden, ja sogar Tage, auf dem Gelege ruhte. In den ersten Tagen und Wochen bewegen sich die Larven nur, wenn sie gestört werden. Sie halten sich versteckt unter einem Gegenstand und sitzen oft zu mehreren aufeinander, alle mit weit geöffneten Zangen. Der ganze Schlüpfakt dauerte bei 24° C. und 55% rel. Feuchte etwa eine halbe bis dreiviertel Stunden (max. 78 Minuten). Die schädigende Lampenhitze musste jeweilen abgeschirmt werden. Zusammenhänge der Schlüpfzeiten mit den barometrischen Verhältnissen wurden nachträglich an Hand genauer Kurven [1] verfolgt, mit dem Ergebnis, dass ca. 90—95% der Larven bei fallendem oder minimalem äussern Druck schlüpften. Beobachtungen, wie sie schon von PICTET 1917 (139) u. a., allerdings fast nur an Imagines von Schmetterlingen, angestellt und kommentiert wurden (Tab. 6).

Aussehen und Verhalten der einzelnen Larventypen ist völlig verschieden (142). Als tief greifender Unterschied im Bauplan sei derjenige zwischen Megalopteren- und Neuropterenlarven (s. str.) in Erinnerung gerufen. Während erstere beissende Mundgliedmassen und deutlich feststellbare Defaekation (Kotabgabe) aufweisen, besitzen die Larven der *Neuroptera* saugende Mundgliedmassen und nach WITHYCOMBE und KILLINGTON, wie auch nach eigenen Zuchtbeobachtungen, keine Defaekation. Sehr wohl findet hingegen auch hier eine Exkretion flüssiger Stoffe statt, was bei auf Watte gehaltenen Larven besonders schön konstatiert werden kann (z. B. *Osmylus*, *Myrmeleon*, *Chrysopa*).

Die Verschiedenheit der Saugzangenform bei den Familien der *Neuroptera* kann etwa kurz so charakterisiert werden,

[1] Das Zahlenmaterial, das den Kurven zugrunde liegt, wurde mir durch Vermittlung des Herrn Dr. BIDER, Assistent der meteorologischen Anstalt Basel, in zuvorkommender Weise zugänglich gemacht.

dass die erstgenannten Familien *(Coniopterygidae, Mantispidae, Osmylidae, Sisyridae)* gerade und glatte Zangen, die letztgenannten Formen *(Myrmeleonidae, Ascalaphidae)* hingegen stark einwärts gekrümmte und bezahnte Zangen aufweisen. Die kurzen Zangen der Coniopterygidenlarven stehen nicht weit vom Kopfe ab, während die *Osmylus*-Zangen schon eine respektable Länge besitzen; diejenigen der Chrysopiden sind kräftiger und relativ länger gebaut als die der Hemerobiiden, und gar die Saugzangen der Ameisen-

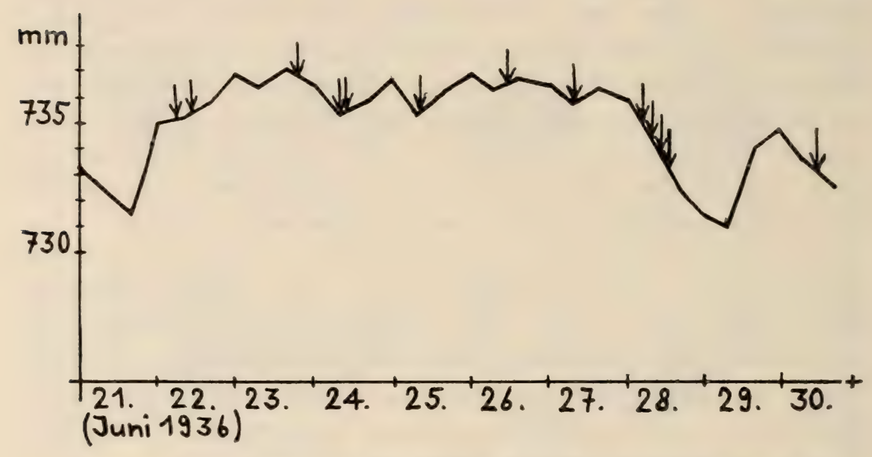


TABELLE 6. — *Ascalaphus libelluloides* (Schäff.): Schlüpfbeginn der Junglarven und Luftdruckverhältnisse im Juni 1936.
Jeder Pfeil bedeutet den beginnenden Schlüpfakt innerhalb eines Geleges.

löwen und Schmetterlingshafte weisen extremen Bau auf. Zudem dienen sie bei unseren Myrmeleoniden nicht nur dem Nahrungserwerb, sondern auch als „Wurfschaufel“ und „Sandsieb“. Aber auch bei den deckentragenden Chrysopiden dienen sie ja neben der Nahrungsaufnahme dem Ordnen und Aufladen der eigenartigen Decken, die aus Pflanzenteilchen und ausgesogenen Beutetieren bestehen und deren eventuelle Funktion bis heute nur vermutungsweise gedeutet werden kann. PARISER 1917 (138) und LACROIX 1921/1922 (75, 76) haben darauf hingewiesen, dass diese auffallende Gewohnheit des Deckentragens nur bei denjenigen Arten vorkommt, deren Larven frei überwintern, während die deckenlosen Larven den Winter als sog. Praepupa im Kokon zubringen. Die Ansicht, in dieser Decke eine Art Wärmeschutz zu sehen, ist denn nicht

ohne weiteres von der Hand zu weisen. Bei uns gehören die *Chrysopa*-Arten *flavifrons*, *prasina*, *ventralis* und *ciliata* zu den Deckenträgern.

Ein weiteres Problem bildet die Zahl der Larvenhäutungen resp. Häutungsstadien während des Heranreifens zur Puppe. Fast alle Autoren (z. B. KILLINGTON 1936 (66), LACROIX 1922 (76), PARISER 1917 (138), WITHYCOMBE 1922 (193)) verstehen dabei für die *Neuroptera* ohne weiteres die Zahl der Häutungsstadien der freien Larve, und geben deren drei an. In dieser Zahl wird somit das Embryonalstadium, das Puppen- und Imaginalstadium nicht mitgezählt. Auch nach meinen Beobachtungen und isolierten Durchzuchten bei *Osmylus*, *Chrysopa*, *Myrmeleon* und *Euroleon* wird diese zweimalige Häutung (= 3 Stadien) der freien Larve bestätigt. WITHYCOMBE u. a. beobachteten sie für die *Coniopterygidae*, *Osmylidae*, *Sisyridae*, *Hemerobiidae* und *Chrysopidae*. BRAUER (13, 18) hat in mühsamer Beobachtungsfolge auch für *Ascalaphus* dieselbe Zahl ermittelt, während er für die parasitische *Mantispa* nur zwei Larvenstadien vor der Verpuppung vermutet. Unverständlich, da nicht durch Daten belegt und belegbar, sind die Vermutungen DAVIDS (1936 (26), S. 157), wonach *Osmylus* 7—9 Häutungen aufweisen soll. Selbst wenn wir die drei nach gewöhnlicher Zählung übergegangenen Stadien mitrechnen, kommen wir bei den *Neuroptera* nur auf das Total von 5 Häutungen für die Gesamtmetamorphose. Allerdings muss zugegeben werden, dass es bis heute niemandem gelungen ist, die *Osmylus*-Larve im 3. Stadium unter Kontrolle zu überwintern. Hingegen sind bis zum dritten Stadium sowohl von den Engländern als auch von mir die zwei Häutungen mit Sicherheit festgestellt worden. Weiterhin konnte nachgewiesen werden, dass das sich zur Überwinterung anschickende Herbsttier (bei uns meist im dritten Stadium) in der Grösse (Breite der Kopfkapsel) mit den im Frühjahrsbeginn gefundenen und auch mit den im Kokon angetroffenen Larven (Praepupae) übereinstimmt. Im Frühjahr wurde vor der Verpuppung nie mehr eine weitere Häutung dieser grossen Larven (3. Stadium) beobachtet. Anschliessend die Zahlenbelege hierfür.

Diese verschiedenen Zahlenreihen zeigen aufs deutlichste, wie wichtig es ist, für einen Stadienvergleich neben den sehr variablen Längenmassen der Larven auch irgendeine konstantere Grösse zu wählen. Das Breitenmass der mehr oder weniger harten Kopf-

Tabelle 7.

Larvenmasse der drei Stadien von Osmylus chrysops L.

	Stadium, Häutung	Länge über alles	Max. Kopfbreite
	1. Zucht No. 574, ab ovo bis ins dritte Stadium.		
1.6.37	Ei	1,35–1,45 mm	
9.6.37	Junglarve (1.) 2 Stunden nach Schlüpfen . . .	2,9–3,2	0,5 mm ±
16.6.37	Larve (1.)	5,5–5,9	0,55
30.6.37	do.	6,5–7,6	0,55
30.6.37	1. Häutung.		
24.7.37	Larve (2.)	ca. 7,5 mm	
20.8.37	do.	7,5–8,7	0,8 mm ±
7.9.37	do.	9,0–9,2	
21.9.37	2. Häutung.		
30.9.37	Larve (3.)	11–12 mm	
30.10.37	do.	ca. 12,6	1,3 mm ±
31.10.37	Larve tot.		
	2. Zucht No. 606, vom 1. bis 3. Stadium.		
10.7.38	1. Larve (1.)	ca. 5,1 mm	0,6 mm ±
9.8.38	12 Larven (1.)	5,9–7,2	0,55–0,65
17.8.38(?)	1. Häutung.		
17.8.38	11 Larven (2.)	7,1–8,6 mm	0,85–0,9 mm
3.9.38	11 do.	9,5–12,0	0,8–0,9
20.9.38	2. Häutung z. T. vorbei, 6 Larven (2.)	9,0–11,5	0,9–0,95
13.10.38	2 Larven (2.)		
20.9.38	5 Larven (3.)	11,5–13,0 mm	1,2–1,4 mm
13.10.38	8 do.		
9.12.38	9 do.		
1.2.39	9 do. (3.)		
	3. Freilandfunde im Winter und Frühjahr.		
9.1.37	Rösernbach bei Liestal (Zucht No. 482) 1 freie Larve	ca. 12,5 mm lang	1,35 mm Kopfbreite
10.2.37	Thalbach bei Lampenberg (Baselland) 1 freie Larve	ca. 15 mm	1,2–1,3 mm
14.6.36	Ormalingen (Baselland) 1 Praepupa (Kokon) .	ca. 18,6 mm	ca. 1,2 mm

kapsel hat sich hierbei als besonders günstig und relativ konstant erwiesen. Diese Grösse lässt eine eindeutige Stadiendifferenzierung feststellen, wie es auch das Beispiel des Ameisenlöwen zeigt (33 *b*). Ebenso konstant, aber bisweilen etwas weniger leicht zu messen, scheint die Länge der Saugzangen zu sein. Diese Stadienkonstanz der Kopfmasse, im Gegensatz zur steten Zunahme der Körperlänge, hat die auch von DAVID 1936 (26, S. 157) betonte Verschiebung des Verhältnisses von Kopf- zu Körpergrösse zur Folge. So fällt bei allen frisch geschlüpften oder frisch gehäuteten Larven der relativ grosse Kopf auf, der bereits das normale Stadienmass besitzt, zu einer Zeit, da der Körper die volle Länge dieses Stadiums noch gar nicht erreicht haben kann.

Während so die *Neuroptera* durchwegs eine niedrige Häutungszahl für ihre zum Teil zweijährige Larvenentwicklung zeigen, finden wir bei den *Megaloptera* ganz andere Verhältnisse. Lange war man im unklaren über deren Entwicklungsdauer und Stadienzahl, die z. T. auch heute noch nicht restlos abgeklärt sind. Nachdem bereits DAVIS 1903 (27) mit Bestimmtheit eine zweijährige Entwicklung für *Sialis* angenommen hatte, haben nun DUBOIS und GEIGY 1935 (32) experimentell festgestellt, dass die Entwicklung bei *Sialis lutaria* L. zwei Jahre und die Stadienzahl 10 beträgt. Sie bemerken aber auf S. 227: „1. Häutung: Muss im Verlauf der ersten Woche stattfinden, konnte aber im Laboratorium nie beobachtet werden, da die Larven vorher eingingen...“. Die ermittelte Stadienzahl 10 setzt also stillschweigend voraus, dass sich die kleinsten, im Freiland gefundenen Larven, die sich von DUBOIS und GEIGY weiter entwickeln liessen, im ersten Stadium befanden. Nachdem es nun in zwei Zuchten gelungen ist, ca. 25 Larven ab ovo über die erste Häutung hinweg und 5 davon noch bis ins dritte Stadium zu bringen, bin ich der Auffassung, dass sehr wahrscheinlich das erste Stadium (nach DUBOIS/GEIGY) schon dem zweiten wirklichen Stadium entspricht. Demzufolge wäre eher noch eine höhere Stadienzahl für die Gesamtmetamorphose in Anschlag zu bringen. Da auch mir der grossen Sterblichkeit der Junglarven wegen keine Weiterzucht dieser Jugendstadien glückte, bleibt der endgültige Entscheid über die wirkliche Stadienzahl auch weiterhin dahingestellt. Als Beleg der Verhältnisse dieser ersten Stadien seien einige Zuchtdaten angeführt:

Tabelle 8.

Massangaben der drei ersten Larvenstadien von Sialis lutaria verglichen mit denjenigen von Dubois *und* Geigy 1935 (32).

	Stck.	Datum	Länge [1]	Länge nach Dubois/Geigy
Zucht No. 232 *a-c*				
Schlüpftag . .		4.5.36		
1. Stadium .	30		1,1–1,6 mm	—
1. Häutung . .		? 20.5.36		
2. Stadium .	7		1,8–3,3 mm	2–3 mm (1. Stad. ?)
2. Häutung . .		? 11.6.36		
3. Stadium .	3		4,0–4,4 mm	3–4 mm (2. Stad. ?)
letztes Indiv. gestorben .		17.6.36		
4. Stadium .			—	4–6 mm (3. Stad. ?)
Zucht No. 253				
Schlüpftag . .		24.5.36		
1. Stadium .	50		ca. 1,3 mm	
1. Häutung . .		? 8.6.36		
2. Stadium .	18		?	
2. Häutung . .		? 5.7.36		
3. Stadium .	2		3,5–3,9 mm	
Tod des letzten Individuums		? 7.7.36		

[1] Mund bis After.

Wie in einer separaten Arbeit dargestellt wurde, gelang es, auch etwas Licht auf die Entwicklung der relativ selten zur Verfügung stehenden Raphidienlarven zu werfen (33 *b*). Während Schneider 1843 (154) etwa 3—4 Häutungen für diese Formen vermutete, konnte nun gezeigt werden, dass die Raphidien eine Zahl von ca. 10 Häutungen (10—12 ?) aufweisen. Wenn schon durch die Art der Kopulation auf die nahe Verwandtschaft der beiden Megalopterenfamilien hingewiesen wurde (S. 317), so wird durch die auffallend hohe Häutungszahl, die nur diesen beiden Gruppen gemeinsam ist, die verwandtschaftliche Beziehung noch weiter bestärkt !

Der Unterschied der beiden Ordnungen *Megaloptera* und *Neuroptera* in der Entwicklung beruht demnach in erster Linie darauf, dass die Formen jener mehr Schritte (ca. 10) für denselben Grössenzuwachs benötigen, als die der *Neuroptera*, die bei zum Teil gleicher Zeitdauer schon nach drei freien Larvenstadien zur Verpuppung

gelangen. Eine Tatsache, die nun erst durch diese neuesten Entwicklungsbeobachtungen bei den Megalopteren erwiesen werden kann.

Nur kurz seien auch einige Gewohnheiten und Eigentümlichkeiten der Larven erwähnt. Die Larven der Raphidien und der meisten *Neuroptera* haben die Fähigkeit, sich mit ihrem Abdominalende zu fixieren, mit Ausnahme der Myrmeleoniden und Ascalaphiden. Bei diesen Familien wird die Ausstülpbarkeit des Enddarms erst beim Spinnen des Kokons benützt. Mit Ausnahme der *Osmylidae* und *Myrmeleonidae* bewegen sich alle Larven unserer Neuropteren fast ausschliesslich vorwärts. Ich konnte wenigstens bei den übrigen Familienvertretern keine ausgesprochene Rückwärtsbewegung beobachten. Es ist nun interessant, dass beide in doch so verschiedenem Milieu lebenden Larven der *Megaloptera* sich normalerweise auch vorwärts bewegen, auf der Flucht jedoch viel rascher rückwärts entkommen. Dabei schwimmt *Sialis* rückwärts, während sich die Larve von *Raphidia* in spannerartigen Bewegungen mit dem Abdominalende rückwärts zieht. Da kommen bei letzterer tatsächlich die schon von Schneider 1843 (154) erwähnten grotesken Seiten- und Luftsprünge vor, die manchmal fast an die zuckenden Bewegungen der Chironomidenlarven erinnern.

d) *Das Puppenstadium.*

In beiden Ordnungen haben wir es mit einer pupa libera zu tun, die jedoch bei den *Neuroptera* in einem Kokon eingeschlossen ist, während sie bei den *Megaloptera* keinen solchen aufweist. Im Falle von *Sialis* verlässt die „reife" Larve im zweiten Frühjahr das Wasser, um sich in Wassernähe in einer Höhlung, einige Zentimeter unter der Oberfläche, zur Puppe zu häuten. Nach einer Puppenruhe, die bei uns je nach den Temperaturverhältnissen 5—7 Tage beträgt (nach Dubois und Geigy 1935 (32)), beisst sich die nun sehr aktive Puppe ans Tageslicht durch, um hier die Imago freizugeben, wie ich das in der Nähe Basels direkt beobachten konnte. Diese Beschreibung steht nun in gewissem Gegensatz zu den indirekten Beobachtungen von Dubois und Geigy 1935 (32), die umgekehrt die leeren Larvenexuvien an der Oberfläche und die leeren Puppenhäute in der Tiefe vorfanden. Da ich in 2—3 Fällen die Puppe direkt durch die deutlich markierte Oberfläche meines

Beobachtungsortes (Spitalmattweiher bei Basel, siehe S. 313) stossen sah und andrerseits beim Nachgraben an der betr. Stelle in etwa 2 cm Tiefe die leere Larvenhaut noch vorfand, ist anzunehmen, dass diese Gewohnheit eventuell modifizierbar ist, wie ja auch z. B. die Puppe von *Myrmeleon formicarius* L. meist zur Hälfte im Kokon stecken bleibt, gelegentlich aber diesen doch zur Freigabe der Imago verlässt. Wie mir Herr Prof. Geigy persönlich mitteilte, war im Wurzelfilz seines Beobachtungsortes am Sempachersee allerdings keine ebene Oberfläche gegeben, sodass ev. auch dadurch seine andersartige Ansicht über die Lage der Exuvien zustande gekommen ist.

Allen *Neuropteroidea*-Puppen ist in der Regel die erstaunliche Beweglichkeit am Ende des Puppenstadiums gemeinsam (165), die in Zuchten natürlich vor allem bei kokonfreien Puppen auffällt. Bei *Raphidia* trat die Beweglichkeit der Beine regelmässig 2 Tage vor dem Schlüpfen der Imago ein. Vorher, d. h. während des ganzen Puppenstadiums, waren nur die Rumpfmuskulatur und die Mandibeln beweglich, die jedoch auch nur bei Störungen bewegt wurden. Ähnliche Feststellungen gelten nach Dubois und Geigy 1935 (32) auch für *Sialis*.

Bei fast allen *Neuroptera* wird die letzte Larvenhaut im Puppennest, d. h. am Ruheplatz der Puppe (Kokon) und die Puppenhaut an der Oberfläche der Erde, der Rinde, des Rasens oder gar an einem Pflanzenstengel vorgefunden. Einzig bei den Myrmeleoniden und Ascalaphiden (letztere Beobachtung nach Brauer 1855 (14)) gilt es als Norm, dass die Puppenhaut im Kokon, bei Myrmeleoniden oft unter der Sandoberfläche, stecken bleibt. Nur in Ausnahmefällen konnte in den Zuchten festgestellt werden, dass die Puppenhaut ausserhalb des Kokons, an der Sandoberfläche lag (33 *b*). Sogar bei *Mantispa*, deren Larve nach Brauer 1869 (18) in Eierkokons von Lycosiden schmarotzt, verlässt die Puppe die doppelte Hülle, um erst ausserhalb des Wirtes die Imago zu entlassen. So verraten denn oft die leeren Puppenexuvien den versteckten Verpuppungsort. Weil in unserer Gegend solche Exuvien schon nach wenigen Tagen von den verschiedenen Witterungseinflüssen zerstört oder entfernt werden, kann ihr Fund auf das ungefähre Schlüpfdatum der betr. Imago schliessen lassen. Vier Puppenhäute, die ich am 15. Mai 1937 an der bemoosten Oberfläche eines Eschenstammes vorfand, wiesen mich auf die im Moos versteckten Kokons,

die sich eindeutig als diejenigen von *Drepanepteryx* bestimmen liessen. Ich konnte daraus schliessen, dass diese Art offenbar im Kokon (ev. als Praepupa) überwintert sei, sicher aber nicht als Imago, wie das für andere Gegenden gelegentlich vermutet wurde (MORTON 1910 (123)). Bei den im Sande sehr gut konservierten Puppenhäuten der Ameisenlöwen würde man allerdings irre geführt, wollte man aus deren Fund auf die Schlüpfzeit der Myrmeleoniden schliessen.

Dass die Verpuppung einer Larve aus der Ordnung *Neuroptera* auch ausserhalb des Kokons möglich ist, wird nicht nur durch die Angaben von RUDOW 1878 (152) u. a. wahrscheinlich, sondern ist auch in meinen Zuchten mehrere Male zufällig oder absichtlich erreicht worden, meist bei Myrmeleoniden und nur in einem Falle bei *Chrysopa abbreviata* Ct. (aus dem Wallis stammend), die sich dennoch in der normalen Puppenzeit zur Imago entwickelten. Doch ist es bedeutsam, in allen diesbezüglichen Fällen die vorherige Spinnbetätigung der betr. Larve festgestellt zu haben. Dieses Spinnen führte dann aus z. T. unbekannten Gründen nicht zum fertigen Kokon; manchmal lag allerdings eine Störung meinerseits vor. Auf alle Fälle konnte der „Spinnreiz“, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, befriedigt werden, und die Larve verhielt sich in der Folgezeit, wie wenn sie im Kokon eingerollt daliegen würde. In einigen Versuchen habe ich erst die normal zu Ende gesponnenen Kokons geöffnet und die auf Watte gelegte Larve ihrem Schicksal überlassen. In fast allen Fällen fand dann die normale Verpuppung und das Schlüpfen der Imago statt.

Es würde zu weit führen, wollten wir die verschiedenen Ausbildungen der Kokons eingehend besprechen. Es sei nur auf die Reihe hingewiesen, die sich von den lockermaschigen Doppelkokons der Sisyriden und Hemerobiiden (66) zu den Chrysopiden mit ihren im wesentlichen dicht und z. T. einfach gesponnenen Gehäusen führt (38, 81), während die kugeligen Kokons der Myrmeleoniden einen kompakten Sandmantel aufweisen (30). Dass aber diese Reihe nicht etwa in entwicklungsgeschichtlichem Sinne gedeutet werden darf, zeigt schon der Umstand, dass bei systematisch weiter auseinander stehenden Familien (*Osmylidae* (26), *Ascalaphidae* (14)) ähnliche Kokons ausgebildet werden. So wird es sich wahrscheinlich einfach um eine biologische Eigentümlich-

keit handeln, die sich je nach dem Milieu in den verschiedenen Familien unabhängig entwickelt haben mag.

2. Zur Oekologie der Basler Neuropteren.

Auf den Exkursionen wurde immer versucht, den speziellen Lebensraum der gefangenen Tiere zu erfassen. Dass dabei nur für die häufigeren Arten ein einigermassen befriedigendes Bild entstehen konnte, mag nicht verwundern, da der Einzelfang nur zu leicht ein Zufallsbild ergeben kann.

Wenn wir innerhalb eines Biotopes (z. B. eines Waldes) den genauen Wohnbezirk (Habitat) für eine bestimmte Form ermitteln wollen, so müssen wir unbedingt ein Entwicklungsstadium und nicht bloss die Imago dort entdeckt haben. Es kommt nämlich hie und da vor, dass die beschwingten Imagines ihren arttypischen Wohnraum verlassen und auf ihren Flügen irgendwo vorübergehenden Unterschlupf suchen, wie das auch KILLINGTON (66, S.140) beobachtete. So trifft man in unseren Mischwäldern die Imago einer auf Nadelholz spezialisierten Art (z. B. *Hemerobius contumax*) gelegentlich auch auf einer nahen Buche, oder die Laubholzspezies *Drepanepteryx phalaenoides* sitzt vielleicht mal auf einer kleinen Weisstanne, die im Schutze der Buchen heranwächst. Es gilt also bei solch wechselvollem Milieu im Protokoll auch die ungefähre pflanzliche Zusammensetzung der Umgebung zu notieren. Da ich in unserem Gebiet lange nicht alle Arten im Entwicklungsstadium auffinden konnte, war es meist unmöglich, den engeren Wohnbezirk innerhalb eines Biotopes einwandfrei festzustellen. Es wurde deshalb vorgezogen, das Hauptgewicht dieses Abschnittes auf die einzelnen Biotope unserer Gegend zu legen und eine weitere Unterteilung nur in Bezug auf Laub- oder Nadelholz vorzunehmen, also sich nicht bis zur feinen Einheit des Habitat vorzuwagen.

Beginnen wir in unserer Einteilung bei den kulturfreundlichen Biotopen. Es gibt eine ganze Reihe von Neuropteren, die bis in die Gärten, sogar bis mitten in die Stadt, vorgedrungen sind und hier zum Teil recht häufig in Erscheinung treten. Unter den Hemerobiiden sind es deren vier. *Drepanepteryx phalaenoides* wurde einmal als Larve an einem Zwetschgenbaum *(Prunus)* eines Vorstadtgartens beobachtet. Die Larve von *Kimminsia*

subnebulosa fand ich einige Male in der Krautschicht der Gärten, während die Imagines auch innerhalb der menschlichen Bauten gefangen werden konnten, wo sie vielleicht durch die nächtliche Beleuchtung angelockt worden sind. *Hemerobius humulinus* fand sich nicht selten auf Laubbäumen grosser Gärten und *Micromus variegatus* wurde einmal an einem Wassergraben, zwischen Pflanzlandstücken, erwischt. — Von den Chrysopiden ist in erster Linie *Chrysopa carnea* in Garten und Haus eine wohlbekannte Erscheinung. Aber auch die Larven von *Chr. albolineata*, *prasina* und *7-punctata* fanden sich als Aphidenjäger auf Obstbäumen oder an niederen Pflanzen in Vorstadtgärten. Die Imagines dieser Arten, sowie diejenigen von *Chr. flavifrons* und *Nineta flava* werden etwa nachts durch das Licht in die Häuser gelockt. — Von den Coniopterygiden sind alle Arten, mit Ausnahme der zwei seltenen der Gattungen *Aleuropteryx* und *Parasemidalis*, mehr oder weniger häufig in Gärten oder am künstlichen Licht der Wohnungen beobachtet worden.

Als nächste Biotopgruppe mag diejenige des offenen Kulturgeländes genannt werden, also Lebensräume wie Wegränder, Ackerfelder, Mähwiesen, Obstbäume und Hecken (vgl. Tab. 9). Die niedere Vegetation mancher Wegränder (z. B. im Brachland oder Rebgelände), aus *Urtica* und andern dicht stehenden Kräutern bestehend, beherbergt nur drei Chrysopiden, nämlich *Chr. carnea* und *perla*, die hier auch in den Entwicklungsstadien gefunden wurden, sowie *Chr. 7-punctata*. Die Imagines von *Chr. carnea* wurden gelegentlich auch am Rande von Getreidefeldern bemerkt; doch konnte nie festgestellt werden, ob sich diese Art auch tatsächlich auf Feldern und Äckern entwickelt. Als nun anlässlich einer Suchaktion nach dem Koloradokäfer (1938) ganze Kartoffelfelder abgesucht wurden, zeigte sich, dass *Chrysopa carnea* in diesem Biotop neben den Coccinelliden offenbar eine wichtige oekonomische Rolle spielt. Mindestens jede 10.—20. Staude wies auf die Anwesenheit dieses Aphidenvertilgers hin (Imago, Kokon). Als eigentliche Spezialisten der niederen Vegetation müssen unbedingt *Micromus variegatus* und *angulatus* gelten, da sie fast ausschliesslich auf waldnahen Mähwiesen, im Unterholz des Waldinnern oder sonstwo auf Kräutern und Sträuchern angetroffen werden. Nur der extreme Ubiquist, *Chrysopa carnea*, findet sich auch noch im Gras, sowohl der offenen,

als auch der waldumsäumten Wiese. Wenn in einem Fall auch ein Exemplar von *Chrysopa gracilis* aus einer Wiese gekätschert wurde, so muss diese Art als Irrgast in diesem Biotop angesehen werden, zumal sich einige Meter neben diesem Fundort ihre wahre Heimat, der Nadelwald, befand. An den Obstbäumen der offenen Kulturflächen konnten bisher die Entwicklungsstadien von vier Neuropteren festgestellt werden. Einmal fanden sich hier die Larven der beiden Raphidienarten *R. major* und *notata*, die auf das Leben in und auf der Borke angewiesen sind; dann die Kokons und leeren Puppenhäute von *Drepanepteryx phalaenoides*, wie auch die Larve von *Chrysopa flavifrons*. *Chrysopa carnea*, *prasina* und *Nineta vittata* wurden bisher nur als Imago auf Obstbäumen, meist in Waldnähe, gefangen.

Im nächstangeführten Biotop, der Hecke, finden wir neben den allgemein verbreiteten Arten, wie *Hemerobius humulinus*, *Chrysopa carnea* und *Coniopteryx tineiformis* einige Heckenspezialisten, wie vor allem *Chrysopa perla*. Auch *Chrysopa phyllochroma*, die bei uns allerdings nur in zwei Exemplaren gefangen werden konnte, stammt aus diesem Biotop (Holderhecke).

Als gutes Beispiel einer Heckenfauna mag diejenige des Gebietes von Michelfelden-Neuweg (Elsass) angeführt werden, da sich hier kein eigentlicher Wald in der Nähe befindet.

An einer ostgeneigten, trockenen Brachlandböschung finden wir ein dichtes Gestrüpp von *Prunus spinosa*, *Crataegus*, *Corylus*, *Ligustrum*, *Cornus* und *Bromus*, das bisweilen von *Clematis* überwuchert wird. An einigen Stellen wird die Hecke von Bäumen überragt, unter denen Vertreter von *Quercus* spec. an erster Stelle stehen, die aber gelegentlich Ulmen und Robinien Platz machen müssen. Bei Michelfelden geht dieses Gestrüpp in eine Holderhecke *(Sambucus nigra)* über, deren krautige Unterschicht vornehmlich aus Brennesseln *(Urtica)* besteht. In diesem heckenartigen Biotop fanden sich neben zwei Ubiquisten *(Hemerobius humulinus* und *Chrysopa carnea)* folgende Netzflügler, die zum Teil als typische Hecken- und Feldgehölzformen gelten dürfen:

Semidalis aleyrodiformis,
Hemerobius lutescens,
Chrysopa perla,
— *7-punctata*,
— *phyllochroma*.

In unserem speziellen Fall trafen wir auch die in ihrer Entwicklung ans Wasser gebundenen Spezies *(Sialis lutaria, Sisyra fuscata* und *terminalis)*, da einige Fischweiher unmittelbar angrenzen.

Die Hecke leitet oft unmerklich zu den Feldgehölzen und weiter zum eigentlichen Wald über (letzterer meist geforstet). Da können wir nun verschiedene Tiergruppen erkennen. Einige Arten beschränken sich in ihrem Vorkommen auf Feldgehölze und Waldränder; sie dringen kaum ins Waldinnere ein. Dadurch unterscheiden sie sich deutlich von den eigentlichen Waldbewohnern, die ihrerseits das Waldinnere bevorzugen und nur selten oder gar nicht den Waldrand in anderer Richtung überschreiten. Als eigentliche Waldneuropteren können bei uns *Micromus paganus* (Laubholz), *Sympherobius pellucidus* (Unterholz), *Hemerobius marginatus* (Laubholz), *Hemerobius stigma*, *simulans*, *atrifrons*, *pini*, *contumax* und *Wesmaelius quadrifasciatus* (alle auf Coniferen spezialisiert) gelten. Unter den Chrysopiden sind es *Chrysopa gracilis* (Coniferen), *Nineta pallida* (Coniferen), *Nathanica fulviceps* (Laubholz) und *N. capitata* (Coniferen), die ausschliesslich den Wald als Wohngebiet gewählt haben. Wie schon die eingeklammerten Bemerkungen andeuten, gibt es unter diesen Waldformen Spezialisten für Nadelholz und für Laubholz, und es ist interessant festzustellen, dass diese Spezialisten auch als Imago selten auf einer andern Unterlage beobachtet werden. Von den Formen, die bisher nur am Waldrand, nie aber im Waldinnern angetroffen wurden, seien nur *Parasemidalis annae*, *Micromus variegatus*, *Sympherobius elegans* und *fuscescens*, *Wesmaelius concinnus*, *Chrysopa perla*, *Chr. ventralis* und *7-punctata* genannt. Die Heckenformen *Chr. perla* und *7-punctata* finden am gebüschreichen Waldrand genau dieselben Lebensbedingungen, wie in den Sträuchern der Feldgehölze und Hecken. *Wesmaelius concinnus* und *Chrysopa ventralis* sind wahrscheinlich wegen ihrer Vorliebe für warme Standorte (mit *Pinus* und *Quercus*) an den Waldrand gebunden. Nur wenige Arten scheinen sich nicht um die systematische Stellung der Waldbäume zu kümmern. So sind es vor allem die beiden Chrysopiden *flavifrons* und *prasina*, deren „maskierte“ Larven fast ebenso häufig auf Laubbäumen wie auf Coniferen angetroffen wurden. Relativ häufig werden sodann die Imagines von *Hemerobius humulinus*, *Chrysopa carnea* und *ventralis*,

sowie *Conwentzia psociformis* und *Semidalis aleyrodiformis* auf beiden Baumgruppen vorgefunden. Gerade diese Arten, vielleicht mit Ausnahme von *Chr. ventralis*, könnten jedoch den von KILLINGTON 1936 (66, S. 140) angeführten Fall repräsentieren, wonach sich die Imagines oft in fremden Habitats aufhalten. Von den Raphidien ist bei uns erst *R. notata* im Waldesinnern beobachtet worden. Doch ist anzunehmen, dass auch *R. ratzeburgi* und *major* hier heimisch sind.

Die Gruppe der wassernahen Biotope enthält neben den eigentlichen Wasser- und Uferformen, wie *Sialidae*, *Sisyridae* und *Osmylus*, auch einige andere Netzflügler, die recht häufig im Ufergebüsch von Bächen und Weihern angetroffen werden. Neben den Heckenformen und den allgemein verbreiteten Arten sind besonders zwei Chrysopiden zu nennen, die im Freiland gerne feuchte Standorte bewohnen: *Chrysopa albolineata* und *ciliata*. Bei den eigentlichen Wasserformen nennen wir zunächst die beiden *Sisyra*-Arten. *Sisyra fuscata* ist bei uns seltener und auf stehende oder träge fliessende Gewässer (z. B. Rheinebene) beschränkt, während *S. terminalis* sowohl an diesen Orten, wie vor allem auch im Rhein ihre Entwicklung durchläuft. Das Habitat innerhalb dieser Gewässer soll durch gewisse Süsswasserschwämme gebildet werden. Für die Altwasserläufe der Rheinebene unterhalb Basel hat LAUTERBORN 1904 (86, S. 36) Spongillen als Domizil oder Wirt (?) für *Sisyra fuscata* nachgewiesen. Wie es um die Spongillenfauna des Rheines selbst bestellt ist, kann vorläufig noch nicht gesagt werden. Da BRAEM 1893 (8) in Ostpreussen die *Sisyra*-Larven auch an Kolonien von *Cristatella* (Bryoz.) schmarotzen sah, ist zu vermuten, dass diese Larven auch in unserer Gegend keineswegs auf Spongien beschränkt sein werden. *Cristatella* soll nach den Angaben LAUTERBORNS 1904 (86) auch in den Altwasserläufen des Oberrheins zum Teil sehr häufig sein; sie konnte jedoch bei uns noch nicht als Trägerin vod *Sisyra* beobachtet werden. Dass der in Frage kommende „Wirt“ kein seltenes Tier oder keine seltene Pflanze (?) sein darf, kann schon daraus geschlossen werden, dass sich im Stadtgebiet von Basel alljährlich eine Unmenge von Individuen der Spezies *S. terminalis* entwickelt. Interessant sind in diesem Zusammenhange die Fangangaben von STEINMANN 1918 (171, S. 149/288) aus dem aargauischen Gebiet der Aare. Er sammelte von Ufersteinen neben *Gammarus*, *Dendrocoelum* und *Pla-*

naria auch zahlreiche *Sisyra*-Larven, die er als diejenigen von *S. fuscata* angibt. Zu dieser Beobachtungszeit (7. März 1917) herrschte nach Steinmann ausserordentlich niedriger Wasserstand; und die genannten Steine, noch vom Wasser bespült, waren mit einem braunen Schleim (Spongien ?) und stark inkrustierten Laubmoosen überzogen.

Osmylus chrysops, dessen Larven die Uferzone der Gewässer beleben, kommt im Exkursionsgebiet nur an den kleinen bis mittelgrossen Jurabächen vor, fehlt also im Rhein und den Unterläufen seiner Nebenflüsse. Bemooste und sehr oft auch steinige Ufer zeichnen sein Habitat aus. In diesen Moospolstern der durch Gebüsch oder Waldrand beschatteten Uferzone findet man im Frühjahr die weisslichen Kokons eingesponnen. An die Moosblättchen und andere Pflanzenteile werden auch die Eier abgelegt. So konnte es auch vorkommen, dass ein anderer Entomologe mit dem Moos, das er für seine Machilidenzuchten eintrug, zugleich unwissentlich eine ganze Gesellschaft von *Osmylus*-Jungtieren heimbrachte. Die überwinternden Larven finden sich meist an der Unterseite von Ufersteinen oder in schützendem Moospolster.

In unserem Gebiet können wir für die beiden Arten der Gattung *Sialis* eine interessante Biotopablösung beobachten. Während die gemeine *S. lutaria* bei uns ausschliesslich an und in stehenden und träge fliessenden Gewässern vorkommt, beschränkt sich andererseits die weniger häufige *S. fuliginosa* auf die Bäche. Es ist indes noch nicht untersucht worden, worauf diese Standortsbildung beruht. An einigen Orten der Umgebung finden wir nun beide Arten im selben Bachsystem, jedoch so getrennt, dass die Bachform nur im fliessenden Teil, die Seeform nur im ruhigen Teil des Gewässers auftritt (Sauerstoffhaushalt, Schlammbeschaffenheit ?). So war *S. lutaria* im Basler Weiher bei Seewen (Solothurn) sehr häufig zu finden, wogegen ihre verwandte Art nur am Bache oberhalb des Weihers gefangen werden konnte. Nach einigen Belegstücken des Basler Museums (Sammlung Liniger) zu schliessen, kam *S. lutaria* früher auch recht zahlreich im Allschwiler Weiher bei Basel vor. Bisher war es mir zwar nicht möglich, diesen Fundort neu zu belegen, obwohl er auch heute noch für das Vorkommen der Schlammfliege geeignet wäre. Eine Untersuchung des kleinen Zuflüsschens (Dorenbach) im Allschwilerwald ergab nun, dass dieses die andere Art, *S. fuliginosa*,

enthält. Ein weiteres sehr schönes Beispiel dieser Biotopablösung treffen wir im Bogental (Jura, Passwang; ca. 800 m ü. M.). Am 30. Mai 1937 fanden sich hier Imagines und Gelege beider Arten, doch ökologisch scharf getrennt, vor. Am Bogentalseeli konnte nur *Sialis lutaria* festgestellt werden, und andererseits war am einmündenden Bach (ca. 100 m oberhalb) ausschliesslich *S. fuliginosa* anzutreffen. Dazu sei noch bemerkt, dass in beiden Biotopen, am See und am Bach, u. a. dieselbe *Salix*-Art als Träger der Eigelege in Frage kommt. Dieser Umstand ist somit geeignet, den von mir schon andererorts festgestellten Artunterschied in den Gelegen auf die Probe zu stellen. *Sialis lutaria*, die bei uns an ihren Standorten meist Schilfhalme oder parallelnervige Blätter als natürliche Unterlage ihrer Gelege vorfindet, heftet hier auch an die ovalen Weidenblätter längliche Eigelege, dabei den Mittelnerv regelmässig unbelegt lassend. *S. fuliginosa* hingegen, von ihren Standorten her an ovale, meist netznervige Blätter gewöhnt, legt ihre meist pigmentarmen, rötlichen Gelege in rundlichen, relativ lockeren Flächen fast regelmässig über den Mittelnerv hinweg (Abb. 6). Ob dieser Gelegeunterschied wirklich zum Teil standortsbedingt ist, kann aus meinen Beobachtungen allerdings nur vermutet, nicht aber bewiesen werden. Es sei nur auf eine weitere Beobachtung desselben Standortes (Bogental) hingewiesen,

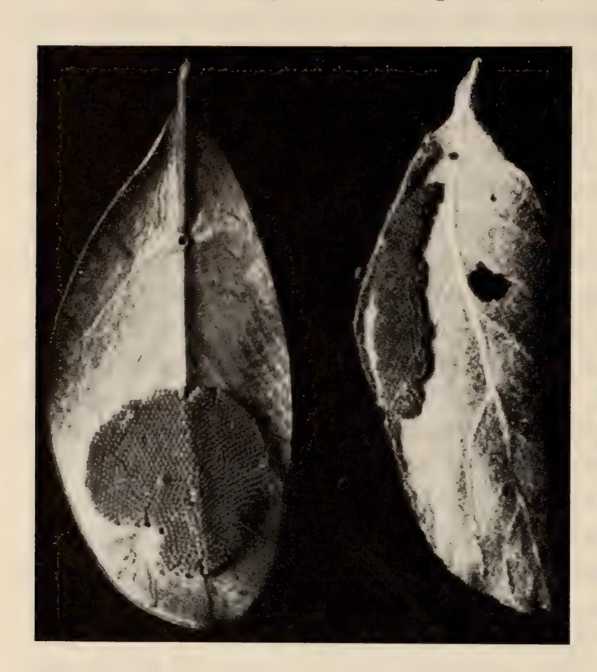


Abb. 6.
Formvergleich der Gelege von *Sialis lutaria* (bandförmig) und *S. fuliginosa* (rundlich), auf Blättern derselben *Salix*-Art; Bogental (Passwang), 30.5.37. — Leica-Aufnahme.

dass nämlich *S. lutaria* mit Vorliebe auch die Zweige der erwähnten Weiden mit ganz schmalen, langgezogenen Gelegen bedeckt, während im Gebiet der *S. fuliginosa* die Holzteile der Pflanzen nie mit Eiern belegt waren.

Als letzte Biotopgruppe seien die relativ trockenen, sonnigen Standorte erwähnt. Hieher gehören neben den Trockenrasen der Ebene und des Jura auch die südexponierten, trockenen Buschwälder, deren charakteristische Pflanzen etwa in *Quercus sessiliflora*, *Pinus silvestris*, *Coronilla emerus*, etc. zu suchen sind. Sie sind vor allem auf felsigem Untergrund anzutreffen. In diesem Biotopbereich finden sich vor allem auch die xerophilen Elemente; zunächst einmal die xerothermen Formen, wie *Mantispa styriaca*[1], *Formicaleo tetragrammicus*[1], *Ascalaphus libelluloides* und *longicornis*[1].

Ascalaphus libelluloides ist geradezu eine Charakterart dieser Trockenrasen, bei denen es sich botanisch um *Bromus*-Gesellschaften handelt. Nach Moor ist der Trockenrasen der Juraweiden ein Mesobrometum, während derjenige der Rheinebene durch ein Xerobrometum gebildet wird. Ausgesprochen xerophil scheinen bei uns weiter *Megalomus hirtus* (auf Gebüsch felsiger Böden), *Sympherobius pygmaeus*, *Chrysopa ventralis*, *Chr. dorsalis* (?) und *Aleuropteryx loewei* zu sein. Doch treffen wir an solchen Trockenhängen auch etwa die Larven von *Chrysopa prasina* und *7-punctata*, sowie die Imagines vieler *Coniopterygidae* und einiger weiterer *Hemerobiidae*.

Selbstverständlich sind auch die Imagines der trichterbauenden Myrmeleoniden, *Myrmeleon formicarius* und *Euroleon nostras*, hier zu suchen, da ihre Trichterstellen ebenfalls südliche und benachbarte Expositionen aufweisen. Während *Euroleon nostras* in der Regel gut gedeckte Trichterplätze aufweist, finden wir die Trichter von *Myrmeleon formicarius* oft an völlig ungeschützten Stellen, bisweilen mitten in einer Juraweide (z. B. Himmelried) oder am felsigen Hang eines Juragipfels (z. B. Bölchenfluh).

---

[1] Nur im erweiterten Exkursionsgebiet.

TABELLE 9.

Die Biotope der Basler Neuropteren.

	In u. an Häusern	Gärten der Stadt	Z. A. B.	Wegränder	Aecker, Felder	Mähwiesen	Obstbäume	Hecken	Feldgehölze L	Feldgehölze N	Waldränder L	Waldränder N	Waldinneres L	Waldinneres N	Ufergebüsch	Larve in stehenden Gewässern	Larve in oder an fliess. Gewässern	Trockenrasen	Südexp. trock. Buschwald (Quercus, Pinus) Südexp. Erdanrisse	Beobachtetes Spezialistentum
Sialis lutaria (L.)						○									⊙	●				
— *fuliginosa* Pict.															⊙		●			
Raphidia ratzeburgi Br.												○								
— *major* Brm.							●				○								○	
[— *ophiopsis* L.]																				
— *notata* F.		○					●					○	○							
[— *xanthostigma* Schumm.]																			⊙	
Aleuropteryx loewëi Klap.																			○	X
Helicoconis lutea (Wallgr.)		○								○		○		⊙						N
Conwentzia psociformis (Ct.)	○	○	○						○		○	○		○					○	
— *pineticola* Endl.	⊙	○										●								N
Coniopteryx tineiformis Ct.		○						○	○		○	○	○		⊙				○	
— *pygmaea* Endl.	○	●								○		●		○					○	N
Semidalis aleyrodiformis (St.)		○	○						○		○	○	○						○	
Parasemidalis annae Endl.											○								○	
[*Mantispa styriaca* (Poda)]																		○	○	X
Osmylus chrysops (L.)															⊙		●			
Sisyra fuscata (F.)															○	⊙				
— *terminalis* Ct.	○	○	⊙												⊙	⊙	⊙			
Micromus variegatus (F.)		○				○					○				○					K
— *angulatus* (St.)						○					⊙		○							K
— *paganus* (L.)											⊙		⊙							L
Sympherobius elegans (St.)											⊙	○			○					
— *pygmaeus* (Rb.)																			⊙	X
— *fuscescens* (Wallgr.)										○	○	⊙							○	
— *pellucidus* (Wlk.)											○		○	○						

Hemerobius nitidulus F.										○		○					○		N
— *micans* Oliv.									○		●		●		○		○		L
— *marginatus* St.											○		○						L
— *stigma* St.												○		○					N
— *lutescens* F.								○	○		○		○		○		○		L
— *humulinus* L.	○	○	○					○	○	○	●	○	○		○		○		
— *simulans* Wlk.														⊙					N
— *atrifrons* McLachl.												○							N
— *pini* St.												○		●					N
— *contumax* Tjed.												○		○					N
Kimminsia betulina (Strøm)												○							N
— *subnebulosa* (St.)	○	●	●												○				
Wesmaelius concinnus (St.)										○	○						○		
[— *4-fasciatus* (Reut.)]														○					N
Megalomus hirtus (L.)																	○		X
Drepanepteryx phalaenoides (L.)		●					●	●			●		○						
Chrysopa gracilis Schn.											○	○		⊙					N
— *carnea* St.	○	●	●	●	●	○	○	●	○	○	○	○	○		●	○	○		
— *albolineata* Kill.		●										●	●		●				
— *flavifrons* Brau.	○						·				●		●	●					
— *prasina* Brm.	○	●					○			○	●		●	●	○		●		
— *ventralis* Ct.											○	○					○		X
— *7-punctata* Wesm.	○	●	●	○				○			○				○	●	●		L
— *perla* (L.)				●				●	○		○				○				H
— *dorsalis* Brm.																	○		X
— *phyllochroma* Wesm.								○											H
— *ciliata* Wesm.											○		○		○				L
Nineta flava (Scop.)	○	○	○								○		●		○				L
— *pallida* (Schn.)												○		●					N
— *vittata* (Wesm.)							○				○								L
[*Hypochrysa nobilis* (Schn.)]																			
Nathanica fulviceps (St.)											○		○						L
— *capitata* (F.)												●		●					N
[*Formicaleo tetragrammicus* (F.)]																○			X
Myrmeleon formicarius L.	●										○					○	○	●	X
Euroleon nostras (Fourcr.)											○		○			○		●	X
Ascalaphus libelluloides (Schäff.)																⊙			X
[— *longicornis* (L.)]																○			X

· = Ei
● = Larve oder Kokon
○ = Imago

H = Heckenspezialist
K = Krautschicht
L = Laubholz

N = Nadelholz
X = Xerophil

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

A. Systematisch-faunistischer Teil.

Die systematische Überarbeitung der *Megaloptera* und *Neuroptera* von Basel und Umgebung führte zu folgenden Bestätigungen und Neubeobachtungen:

1. Die Formenkenntnis der Schweizer Neuropteren konnte um 25% auf 79 Spezies vermehrt werden. Davon sind **57** in der Umgebung Basels nachgewiesen worden.

2. Zehn für die Schweiz neue Arten stammen zum Teil ausschliesslich aus dem eigentlichen Exkursionsgebiet:

Aleuropteryx loewei Klap.,
Helicoconis lutea (Wallengr.),
Conwentzia pineticola Endl.,
Coniopteryx pygmaea Endl.,
Parasemidalis annae Endl.,
Hemerobius marginatus Steph.,
— *simulans* Wlk.,
Kimminsia (= Boriomyia) subnebulosa (Steph.),
Chrysopa albolineata Kill. (= *tenella* Schn.),
— *ventralis* Curt.

3. Fremde Elemente sind nur in der Fauna der weitern Umgebung (Rheinebene unterhalb Mülhausen, Vogesen, Kaiserstuhl) enthalten. Es handelt sich um:

a) 1 boreo-alpine Spezies (*Wesmaelius 4-fasciatus* (Reut.)),

b) 3 südliche Arten (*Mantispa styriaca* (Poda), *Formicaleo tetragrammicus* (F.) und *Ascalaphus longicornis* (L.)).

4. Für die systematische Vereinigung der Familien *Sialidae* und *Raphidiidae* zur Ordnung *Megaloptera* sprechen neben morphologischen folgende gemeinsame biologische Züge:

a) die zweijährige Larvenperiode mit den ca. zehn Häutungsstadien der Larve,

b) die stets rückwärts erfolgende Fluchtreaktion der Larven,

c) die übereinstimmende Kopulations-Anfangsstellung.

5. Den *Coniopterygidae* kommt in der Tat eine Sonderstellung innerhalb der *Neuroptera* zu. Nach ihrer megalopterenhaften Paarungsstellung sind sie an die Basis der Ordnung zu stellen. Ihre morphologische Einfachheit wäre demnach als primitiv und nicht als reduziert zu bezeichnen.

6. Die Diskussionsbasis für eine Aufteilung des Genus *Chrysopa* kann an Hand verschiedener Punkte der neueren Literatur und Eigenbeobachtung erweitert werden:

a) der Bauplan (z. B. Verschmelzungsart der letzten Sternite) der männlichen Abdominalenden,

b) Form der Eigelege, der Larven (Borstenhöcker), der Kokons, usw.,

c) Überwinterungsart (Larve, Praepupa, Imago),

d) andere biologische Erscheinungen („Maskierung" der Larven, Herstellungsart der Kokons, Gestank der Imagines),

e) die histologischen Ergebnisse (Zahl und Form der Chromosomen).

7. Die Gattung *Nineta* Navas besteht zu Recht. Zu ihr muss aber ausser *Chrysopa flava* (Scop.) und *vittata* Wesm. auch noch *Chr. pallida* Schn. gerechnet werden.

B. Biologisch-ökologischer Teil.

Verschiedene Beobachtungen an Hand des eingebrachten lebenden Materials und an Aufzuchten zeitigten folgende, im wesentlichen neue Punkte aus der Biologie der Neuropteren:

1. Die Betrachtung der Kopulationsverhältnisse zeigt deutlich die schon erwähnte Sonderstellung der *Coniopterygidae*, die sich in diesem biologischen Verhalten demjenigen der *Megaloptera* annähern. In ihrer Paarungsstellung befinden sich

Männchen und Weibchen hintereinander (beobachtet bei *Coniopteryx tineiformis* Ct. und *Conwentzia psociformis* (Ct.)), während die Partner der gut bekannten übrigen *Neuroptera* nebeneinander stehen (beobachtet bei *Sisyra terminalis* Ct. und *Osmylus chrysops* L.).

2. Untersuchungen an den Eiern verschiedener Formen gestatten oft eine gute Charakterisierung der Arten. So lassen sich nun auch die in ihren Entwicklungsstadien schwer zu unterscheidenden Spezies *Sialis lutaria* (L.) und *fuliginosa* Pict. an der Art der Eigelege leicht auseinanderhalten. (S. 340)

3. Der Schlüpfvorgang der Junglarven wurde bei *Ascalaphus libelluloides* (Schäff). genauer verfolgt. Es zeigte sich u. a., dass sein Beginn in deutlichem Zusammenhang mit den äusseren Luftdruckverhältnissen steht.

4. Während die Larven der *Megaloptera* ca. zehn Häutungsstadien für ihre zweijährige Entwicklung aufweisen, finden wir bei denjenigen der *Neuroptera* nur deren drei (bei ½ bis 3 Generationen pro Jahr), was an mehr oder weniger lückenlosen Durchzuchten neu festgestellt oder bestätigt werden konnte *(Raphidia, Osmylus, Chrysopa, Myrmeleon, Euroleon).* Die Aufzucht von *Sialis lutaria* (L.) ab ovo gelang erstmals über die beiden ersten Häutungen hinweg, konnte jedoch nicht weiter geführt werden.

5. Als Kriterium für die Stadienzugehörigkeit einer Larve wird mit Vorteil ein relativ konstantes Stadienmass (max. Kopfkapselbreite) verwendet, da die Körperlänge mit dem physiologischen Zustand der Larve sehr grossen Schwankungen unterworfen ist *(Osmylus, Myrmeleon, Euroleon).* Der hohen Stadienzahl und des damit verbundenen steteren Wachstums aller Körperteile wegen ist zur Zeit eine ebenso einwandfreie Stadienbestimmung bei den Megalopterenlarven unmöglich.

6. Die von David für *Osmylus* vermutete Zahl von 7—9 Larvenhäutungen muss nach unseren datierten und gemessenen Stadienbeobachtungen (Zucht und Freiland) als unbelegbar zurückgewiesen werden. (S. 327)

7. Die Hauptaktivitätsperiode der Imagines fällt in die Nachtstunden, und nur die *Sialidae*, *Raphidiidae* und *Ascalaphidae* sind ausgesprochene Tagflieger.

8. Für *Chrysopa gracilis* Schn. konnte bei uns erstmals die Imago als Überwinterungsform nachgewiesen werden.

9. An einigen Stellen der Umgebung haben wir im selben Bachsystem eine interessante Biotopablösung der einheimischen Sialiden vor uns, indem sich *Sialis lutaria* (L.) in ihrem Auftreten auf die stehenden Gewässer (Weiher) beschränkt, während *S. fuliginosa* Pict. ausschliesslich im fliessenden Teil (Bach) beobachtet werden kann.

10. Aus einer Praepupa (eingesponnene Larve) von *Chrysopa prasina* (?) Brm. wurde der Parasit *Tetrastichodes chrysopae* Crawf. (*Eulophidae*, Hym.) gezogen, eine Form, die das erste Mal für Europa nachgewiesen ist. (S. 294)

LITERATURVERZEICHNIS

1. Albarda, H., 1891. *Révision des Raphidides.* Tijdschr. v. Ent., *34*, 65.
2. Alderson, E. M., 1911. *Notes on Chrysopa dorsalis Burm.* Ent. M. M., *47*, 49.
3. Baldner, L., 1666. Siehe: Lauterborn, R., 1903 (85).
4. Baumberger, E., 1904. *Die Felsenheide am Bielersee.* Wiss. Beil. Ber. Töchtersch. Basel 1903-1904, S. 36.
5. Bonnet, K., 1766. *Betrachtung über die Natur.* Leipzig, S. 502.
6. Bornhauser, K., 1912. *Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels.* Inaug. Diss. Basel (Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., Biol. Suppl., Serie 4, S. 37/67).
7. Boudier, 1834. *Observations sur divers parasites.* Ann. Soc. Ent. France, *3*, 327.

8. Braem, F., 1893. *Notiz über Cristatella (Bryoz.).* Zool. Anz., *16*, 65.

9. Brauer, F., 1850. *Beschreibung und Beobachtung der österreich. Arten der Gattung Chrysopa.* Haidingers naturw. Abh., *IV* (4): 1. Wien.

10. —— 1852. *(Beobachtungen in Bezug auf den Farbwechsel bei Chrysopa vulg. Schn.)* Verh. zool.-bot. Ges. Wien, *2*, 12.

11. —— 1852. *Verwandlungsgeschichte der Mantispa pagana.* Arch. Naturg. (Wiegmanns), Jahrg. 18, *1*, 1.

12. —— 1853. *Vergleichende Beschreibung der Larven des Myrmecoleon formicarius L. und Myrmecoleon formicalynx Fbr.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien, *3*, 144.

13. —— 1854. *Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren.* Ibid., *4*, 463.

14. —— 1855. *Beiträge zur Kenntnis der Verwandlung der Neuropteren.* Ibid., *5*, 479.

15. —— 1856. *Rückblick auf die im Jahre 1850 beschriebenen österreich. Arten der Gattung Chrysopa Leach, nebst Beschreibung der Chrysopa tricolor nov. sp.* Ibid., *6*, 702.

16. —— 1856. *Vergleichende Beschreibung der Sialis fuliginosa Pict. und lutaria L.* Ibid., *6*, 397.

17. —— 1857. *Chrysopa tricolor, verglichen mit der Beschreibung von Chrys. gracilis Heyden und stenoptila Schn.* Ibid., *7*, 201.

18. —— 1869. *Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der Mantispa styriaca Poda und Betrachtungen über die sog. Hypermetamorphose Fabres.* Ibid., *19*, 831.

19. —— 1876. *Die Neuropteren Europas und insbesondere Oesterreichs mit Rücksicht auf ihre geogr. Verbreitung.* Festschr. Feier 25-jähr. Besteh. k. k. zool.-bot. Ges. Wien, S. 277 u. 288.

20. —— und Löw, 1857. *Neuroptera austriaca.* Wien, S. 52.

21. Bremi-Wolf, J. J., 1846. *Verzeichnis der schweizerischen Gymnognathen.* (Manuskript.) Siehe Zitat in: Hagen, H. A., 1865 (51).

22. Brischke, C., 1879. *Über das Eierlegen von Myrmeleon.* Ent. Nachr., *5*, 29.

23. Burckhardt, G., 1925-33. *Basler Heimatkunde. Eine Einführung in die Geographie der Stadt Basel und ihrer Umgebung.* Bd. 1-3. Basel, Schwabe und Co.

24. Burckhardt, L. A., 1841. In: *Histor.-geograph.-statist. Gemälde der Schweiz*, XI. Heft (Basel), S. 50.

25. Campion, H., 1915. *Some observations on the life-history of Snake-flies (Raphidia).* Ent. M. M., *51*, 24.

26. DAVID, K., 1936. *Beiträge zur Anatomie und Lebensgeschichte von Osmylus chrysops L.* Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. Tiere, *31* (1), 151. (Diss.)

27. DAVIS, K. C., 1903. *Sialidae of North and South America* (pt. 7) in: *Aquatic insects in New York State*, S. 442 (N.Y. State Mus., Bull. 68, Ent. 18).

28. DE HAAN, J. A. Bierens, 1925. *Reflex und Instinkt bei dem Ameisenlöwen.* Biol. Zentralbl., *44*, 657.

29. DIETRICH, K., 1871. *Beiträge zur Kenntnis der im Kanton Zürich einheimischen Insekten.* Ent. Blätter aus der Schweiz, Heft *1*, 6 und 18 (Zürich).

30. DOFLEIN, F., 1916. *Der Ameisenlöwe, eine biolog., tierpsycholog. und reflexbiolog. Untersuchung.* Jena, Fischer.

31. DUBOIS, A. M., 1936. *Recherches expérimentales sur la détermination de l'embryon dans l'œuf de Sialis lutaria L., Neuroptera.* Rev. Suisse de Zoologie, *43* (21), 519.

32. —— und GEIGY, R., 1935. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria L.* Ibid., *42*, 169.

33*a*. EGLIN, W., 1937. *Für die Schweiz neue und wenig bekannte Neuropteren.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *17* (4), 158.

33*b*. —— 1939. *Zur Biologie und Morphologie der Raphidien und Myrmeleoniden von Basel und Umgebung.* Verh. Basler Natf. Ges., *50*.

34. ENDERLEIN, G., 1906. *Monographie der Coniopterygidae.* Zool. Jb., Syst., *23*, 173.

35. ESBEN-PETERSEN, P., 1918. *Help-notes toward the determination and the classification of the European Myrmeleonidae.* Ent. Meddelelser, *12* (2), 97.

36. —— 1929. *Netvinger og skorpionfluer (Neuroptera/Mecoptera).* In: Danmarks Fauna, *33*, Kopenhagen.

37. —— 1931. *Neuroptera* aus: *Inventa entomologica itineris Hispanici et Maroccani, quod a. 1926 fecerunt Harald et Hakan Lindberg.* Soc. Scient. Fennica: Comm. Biol., *III* (13), 1.

38. FISCHER, H., 1851. *Beiträge zur Insektenfauna um Freiburg i. Br.* (2. Fortsetzung). 17. Jahrb. Mannheimer Ver. Naturkde. *(Neuroptera)*, S. 66.

39. FRANKENBERG, G. v., 1936. *Puppenstadium der Florfliege (Chrysopa vulgaris).* Biol. Zentralbl., *56*, 95.

40. —— 1938. *Das Ei der Florfliege.* Natur und Volk, *68*, 606.

41. FREY-GESSNER, E., 1905. *Acanthaclisis occitanica* Vill. Bull. Soc. Ent. Suisse, *11*, 166.

42. Fuesslin, J. C., 1775. *Verzeichnis der ihm bekannten Schweizer Insekten.* Zürich/Winterthur, S. 45 (Neur.).

43. Gams, H., 1918. *Prinzipienfragen der Vegetationsforschung.* Vierteljahrsschr. Natf. Ges. Zürich, S. 63.

44. Geigy, R., 1937. *Beobachtungen über die Metamorphose von Salis lutaria L.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *17* (4).

45. —— und Dubois, A. M., 1935. *Sinnesphysiologische Beobachtungen über die Begattung von Sialis lutaria L.* Rev. Suisse Zool., *42*, 447.

46. Geijskes, D. C., 1935. *Faunistisch-ökologische Untersuchungen am Rösernbach bei Liestal im Basler Tafeljura. Ein Beitrag zur Oekologie der Mittelgebirgsbäche.* Inaug. Diss. Basel (Tijdschr. v. Ent., *78* (3/4), 249).

47. Gerstaecker, A., 1873. *Bei der Zucht des Ameisenlöwen beobachtete Entwicklungsvorgänge (im Anschluss an Referat über Harnsäureabsonderung).* S. B. Ges. Natf. Freunde Berlin, S. 142.

48. Güntert, A., 1921. *Der Hallwilersee, ein verschwindender Glazialsee und seine Tiefenfauna.* Inaug. Diss. Basel. Buchdruck Müller, Lenzburg (S. 66).

49. Guérin-Méneville, M., 1845. *La dépouille d'une nymphe de Raphidie.* Ann. Soc. Ent. France, *3* (Bull.), 34.

50. Hagen, H. A., 1859. *Ausschlüpfen von Chrysopalarven.* Stett. Ent. Zeitschr., *20*, 333.

51. —— 1865. *Neuropteren um Zürich nach Bremis Mitteilungen*, in: *Beiträge zur Kenntnis der Phryganiden* (V.). Stett. Ent. Zeitschr., *26*, 228.

52. —— 1873. *Die Larven von Myrmeleon.* Ibid., *34*, 249 und 377.

53. Handlirsch, A., 1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen.* Leipzig.

54. —— 1936. *Neuropteroidea (Megaloptera, Raphidides, Neuroptera)*, in: Handbuch der Zoologie (W. Kükenthal), Bd. 4, 5. Lief., *Insecta* 2, S. 1384, 1402, 1414.

55. Handschin, E., 1919. *Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen terrestrischen Nivalfauna der Schweizer. Hochgebirge.* Inaug. Diss. Basel. Lüdin & Co., Liestal (S. 69).

56. —— und Eglin, W., 1936. *Die Neuropteren und Mecopteren von Baselland.* 10. Tätber. Natf. Ges. Baselland.

57. Hesse, E., 1923. *Zur Entwicklung einer Raphidia-Larve.* Zeitschr. wiss. Insektenbiol., *18*, 301.

58. Heyden, L. von, 1896. *Die Neuropteren-Fauna der weitern Umgebung von Frankfurt a. M.* Abh. Senckenberg. Natf. Ges., S. 110.

59. Huber, A., 1916. *Die wärmeliebende Tierwelt der weitern Umgebung Basels.* Arch. f. Naturg. (Wiegmanns), 82. Jahrg., Berlin. (Inaug. Diss. Basel.)

60. Janda, V., 1936. *Contributions à l'étude des processus déterminant les changements de coloration chez Chrysopa vulgaris Schn.* Sitzgsber. kön. böhm. Ges. Wiss., Prag, *II*, 1 (tschech./franz.).

61. Jung, E., 1909. *Über verschiedene Pflanzen- und Insektenvorkommen im Oberelsass.* Mitt. philomat. Ges. Elsass, Strassburg, *4*, 217.

62. Kästner, A., 1934. *Zur Lebensweise der Kamelhalsfliegen (Raphidiina).* Zool. Anz., *108*, 1.

63. Killington, F. J., 1931. *Notes on the life-history of Sympherobius fuscescens Wall. (= inconspicuus Mc'L.) (Neuroptera).* Entomologist, *64*, 217.

64. —— 1931. *Osmylus fulvicephalus Scop. (Neur.): the fore coxae of the female, with remarks on a confusion of the sexes.* Ibid., *64*, 135.

65. —— 1933. *Notes on Raphidia xanthostigma Schumm.* Journal Ent. Soc. South-England, *1* (N. 3), 57.

66. —— 1936/37. *A Monograph of the British Neuroptera*, printed for the Ray Soc., London, Vol. 1/2.

67. Kleiber, O., 1911. *Die Tierwelt des Moorgebietes von Jungholz im südlichen Schwarzwald. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hochmoorfauna.* Inaug. Diss. Basel. (Arch. Naturg., Jg. 11, Bd. 1, 3. Supp.).

68. Klingstedt, H., 1932. *Neuropterologisches aus Finnland. 5. Revision der Gattung Sialis, nebst Beschreibung von zwei neuen Arten.* Mem. Soc. Fauna/Flora Fenn., Bd. 8 (1931/32), S. 4.

69. —— 1936. *Die Coniopterygiden der Kanarischen Inseln.* Soc. scient. fenn., Comm. biol. VI, 8, S. 1.

70. Knörzer, A., 1911/12. *Deutschlands wärmste Gegenden und ihre Insektenfauna.* Mitt. naturh. Ges. Kolmar, *11*, 1.

71. Kolbe, 1880. *Über die Linnéschen Species Phryganea flavilatera und Hemerobius lutarius.* Stett. Ent. Zeit., *41*, 351.

72. Krüger, L., 1922. *Hemerobiidae.* Stett. Ent. Zeitschr., *83*, 138.

73. Labram, J. D. und Imhoff, L., 1836-42. *Insekten der Schweiz.* Bd. 1 u. 4.

74. Lacroix, J. L., 1920. *Notes sur quelques Insectes Odonates et Planipennes.* Bull. Soc. Ent. France, S. 298.

75. —— 1921. *Etudes sur les Chrysopides, 1er mémoire.* Ann. Soc. Linn. Lyon, *68*, 51.

76. Lacroix, J. L., 1922. *Etudes sur les Chrysopides, 2me mémoire. Chrysopes du groupe „prasina“.* Ibid., *69*, 119.

77. —— 1924. *Note sur les genres Chrysocerca Weele et Chrysotropia Navas (Ins. Planip. Chrys.).* C.R. Assoc. Franç. Avanc. Sc., Paris, vol. *47* (1923), 571.

78. —— 1925. *Etudes sur les Chrysopides (4me mémoire). Etat actuel de nos connaissances sur les premiers états chez les Chrysopides.* Bull. Soc. sci. nat. Ouest-France, sér. 4, t. 5, p. 251.

79. —— 1925. *Note détachée sur les œufs des Chrysopides.* Bull. Soc. ent. France, S. 227.

80. —— 1926. *Etudes sur les Chrysopides. L'hibernation chez Chrysopa vulgaris Schn.* Bull. Soc. sci. nat. Ouest-France, Nantes, sér. 4, t. 6, p. 1.

81. —— 1930. *Etudes sur les Chrysopides. L'époque du cocconnage chez les larves du groupe Chrysopa prasina Burm.* Bull. Soc. ent. Belg., *70*, 93.

82. Lafresnay, F. de, 1846. *Note sur l'accouplement de l'Ascalaphus longicornis L.* Ann. Soc. Ent. France, *4* (Bull.), 115.

83. —— 1854. *Note sur l'accouplement de l'Ascalaphus italicus Fbr.* Ibid., *2* (Bull.), 48.

84. Lais, R., 1933. *Der Kaiserstuhl. Eine Naturgeschichte des Vulkangebirges am Oberrhein.* Festschr. z. 50-jähr. Best. d. Bad. Landesver. f. Naturk. u. Naturschutz in Freiburg i. Br. (Selbstverlag), S. 348.

85. Lauterborn, R., 1903. *Das Vogel-, Fisch- und Tierbuch des Strassburger Fischers Leonhard Baldner aus dem Jahre 1666.* Ludwigshafen a. Rh. (S. 160).

86. —— 1904. *Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung.* II. *Faunist. u. biol. Notizen. Mitt. der Pollichia, eines naturw. Ver. d. Rheinpfalz*, S. 27 u. 36.

87. —— 1922 u. 1924. *Faunistische Beobachtungen aus dem Gebiete des Oberrheins und des Bodensees (3. u. 4. Reihe)* Mitt. d. Bad. Landesver. f. Natk. u. Natsch., N.F.; Bd. 1, Hfte. 10, 12/13, S. 245, 288.

88. Liniger, E., 1887. *Ein Aufenthalt im Wallis.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *7*, 294.

89. Linné, C., 1758. *Systema naturae.* Holmiae, Ed. 10 (*1*).

90. Lucas, W. J., 1909. *Raphidia maculicollis.* Entomologist, *42*, 129.

91. MacLachlan, R., 1869. *Chrysopa vulgaris hibernating in the hornet's nest.* Ent. M.M., *6*, 33.

92. —— 1873. *Neuropterologisches.* Stett. Ent. Zeitg., *34*, 444.

93. —— 1874. *The British species of Chrysopa examined with regard to their powers of emitting bad odours.* Ent. M.M., *11*, 138.

94. —— 1879. *Psectra diptera Brm. at Strasbourg.* Ent. M.M., *16*, 95.

95. —— 1880. *Chrysopa pallida in Switzerland (Thusis).* Ibid., *17*, 141.

96. —— 1880. *Trichoptera and Neuroptera in the Upper Engadine in August 1880.* Ibid., *17*, 217 (221).

97. —— 1882. *(Neuroptera von Norditalien und der Schweiz.)* Proc. Ent. Soc. London, *16*, 18.

98. —— 1884. *Formicaleo tetragrammicus Fbr. as a Swiss insect.* Ent. M. M., *20*, 185.

99. —— 1884. *Four species of Chrysopa unrecorded for Switzerland.* Ibid., *20*, 185.

100. —— 1884. *Recherches neuropterologiques dans les Vosges.* Rev. d'Ent. Caen, *3*, 15.

101. —— 1885-87. *Notes additionnelles sur les neuroptères des Vosges.* Ibid., Vol. *4* (S. 3), Vol. *5* (S. 124), Vol. *6* (S. 57).

102. —— 1886. *Une excursion neuropterologique dans la Forêt-Noire.* Ibid., *5*, 131.

103. —— 1886. *On some points of variation in Chrysopa 7-punctata.* Ent. M. M., *23*, 36.

104. —— 1896. *Raphidia ratzeburgi Brau. on the Simplon.* Ibid., *32*, 42.

105. —— 1898. *Neuroptera-Planipennia collected in Algeria by the Rev. A. E. Eaton.* Trans. Ent. Soc. London, S. 151.

106. —— 1899. *Notes on certain palaearctic species of the genus Hemerobius.* Ent. M. M., Vol. *35*, S. 77, 127, 149, 184.

107. —— 1899. *Trichoptera, Planipennia and Pseudoneuroptera collected in the district of the Lac de Joux (Swiss Jura) in 1898.* Ibid., *35*, 64.

108. —— 1901. *Trichoptera, Planipennia and Pseudo-Neuroptera collected by Dr. T. A. Chapman und Mr. G. C. Champion in the Upper and Lower Engadine in July 1900.* Ibid., *37*, 160.

109. Mauvais, G., 1927. *La faune littorale du Lac de Neuchâtel.* Diss. Neuchâtel. (Bull. Soc. neuchât. sci. nat., *51*, 172.)

110. Meinert, F., 1896. *Neuroptera, Pseudoneuroptera ... Groenlandica.* Vidensk. Meddel. Naturh. Foren. Kbhvn., S. 156.

111*a*. Meissner, O., 1906. *Die Lebensdauer von Myrmecoleon formicarius L.* Insektenbörse, *23*, 131.

111*b*. —— 1906. *Weiteres zur Biologie von Myrmecoleon formicarius L.* Ibid., *23*, 168.

112. —— 1907. *Überwinterung von Myrmecoleon-Larven.* Ent. Wochenblatt (Ins.-Börse), Leipzig, *24* (N. 26), 116.

113. —— 1908. *Entwicklung zweier Exemplare von Myrmecoleon formicarius.* Ibid., *25* (N. 23), 96.

114. —— 1908. *Zur Biologie von Myrmecoleon formicarius L.* Ibid., *25*, 169.

115. —— 1909. *Myrmeleon formicarius L., Verbreitung, Lebensweise, Zyklus, Zucht.* Krancher, Ent. Jahrb., *18*, 177.

116. —— 1919. *Zur Psychologie des Ameisenlöwen (spec. ?).* Ent. Zeitschr., Frankfurt a. M., *33*, 25, 30.

117. —— 1937. *Beobachtungen an Ameisenlöwen (1935-37).* Ent. Rundschau (Stuttgart), *54* (No. 40), 497.

118. —— 1938. *Kleine Mitteilungen (über Myrmeleon).* Ent. Zeitsch. (Frankfurt), *52*, (N. 18), 147.

119. Meyer-Dür, 1865. *Zusammenstellung der auf meiner Reise durchs Tessin und Oberengadin (1863) beobachteten und eingesammelten Neuropteren.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *1*, 224.

120. —— 1875. *Die Neuropterenfauna der Schweiz, bis auf heutige Erfahrung zusammengestellt.* Ibid., *4* (1877), S. 353 u. 436.

121. Mjöberg, E., 1910. *Über Psectra diptera Burm.* Ark. för Zool., Bd. 6 (1909), No. 5, S. 1.

122. Morley, C., 1909. *On the Neuropterous Genus Raphidia Linn.* Entomologist, *42*, 141.

123. Morton, K. J., 1910. *Life History of Drepanopteryx phalaenoides L. (with notes on the biology, Prof. Standfuss).* Ent. M. M., *46*, 54 u. 60.

124. —— 1914. *Notes on the British species of Sympherobius (Hemerobius), including one hitherto unnoticed.* The Entomologist, *47* (N. 615), 209.

125. Mosely, M. E., 1933. *A collecting-trip in Switzerland (in 1927).* Ann./Mag. Nat. Hist., Vol. 11 (10. Ser.), S. 87.

126. Navas, L., 1911. *Nouvelles formes de Chrysopides (Ins. Neur.) de France.* Ann. Assoc. Nat. Lev. Perret, *17*, 12.

127. —— 1913. *Algunos organos de las alas de los insectes.* Trans. 2. Int. Congr. Ent., Oxford, 1912, *2*, 180.

128. —— 1913. *Biologische Beobachtungen. 4. Zur Lebensweise der Ameisenlöwen.* Ent. Mitt. (Berlin), *2*, 81.

129. —— 1915. *Crisopids d'Europa.* Arxivs de l'inst. de Ciencies, *3* (2).

130. —— 1915/16. *Les Myrméléonides d'Europe (Ins. Neur.).* Insecta, *5* (1915), S. 57, 119, 165; *6* (1916), S. 12, 79.

131. —— 1920. *Sur des Neuroptères nouveaux ou critiques, 1re série.* Ann. Soc. Sci. Bruxelles, *39*, 27.

132. —— 1923. *Entomologia de Catalunya. Neuropters, fasc. 1.* Barcelona.

133. —— 1935. *Insectos de Berberia, sér. 12.* Bol. Soc. Ent. Esp., *18* (N. 7-9), 77.

134. NAVILLE, A. und DE BEAUMONT, J., 1933. *Recherches sur les chromosomes des Neuroptères.* Arch. d'Anat. Microsc., *29* (N. 2), 199.

135. —— 1936. *Recherches sur les chromosomes des Neuroptères, 2me partie.* Ibid., *32*, 271.

136. OBER, E., 1923. *Myrmeleon formicaria, der Ameisenlöwe.* Mitt. Mülhausen. Ent. Ver., No. 1 (Jan. 1923), S. 5 (franz. S. 9).

137. OBERMAYER, H., 1922. *Beiträge zur Kenntnis der Litoralfauna des Vierwaldstättersees.* Inaug. Diss. Basel. Druck Sauerländer, Aarau (S. 67).

138. PARISER, K., 1917. *Beiträge zur Biologie und Morphologie der einheimischen Chrysopiden.* Arch. Naturg., *83 A* (Hft. 11), 1.

139. PICTET, A., 1917. *Influence de la pression atmosphérique sur le développement des lépidoptères.* Arch. sci. phys. et nat., 122. Jahrg., Bd. *44*, 413.

140. PONGRACZ, A., 1912. *Magyar. Chrysop., Budapest (mit deutschem Résumé).* Allatani Közlemenyek, *11*, 161.

141. —— 1919. *Beiträge zur Pseudoneuropteren- und Neuropterenfauna Polens.* Ann. Mus. Nation. Hungar., *17*, 161.

142. RABAUD, E., 1927. *Etude biologique des larves de quelques Planipennes.* Bull. biol. France/Belg., *61*, 433.

143. RATZEBURG, J. T. C., 1844. *Die Forstinsekten, oder Abbildung und Beschreibung der in allen Wäldern Preussens und der Nachbarstaaten als schädlich oder nützlich bekannt gewordenen Insekten.* Berlin, Bd. *3*, S. 243, 248 u. 233.

144. RAZOUMOWSKY, G. DE, 1789. *Histoire naturelle du Jorat.* Lausanne, Vol. *1*, 211.

145. RÉAUMUR, 1737/42. *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes.* T. *III* (1737), mém. XI, S. 363, und T. *VI* (1742), mém. X, S. 333.

146. REDTENBACHER, J., 1883. *Zur Kenntnis der Myrmeleonidenlarven.* Wiener Ent. Zeitg., *2*, 289 u. 295.

147. REDTENBACHER, J., 1884. *Übersicht der Myrmeleonidenlarven.* Denkschr. K. Akad. Wiss. (math.-nat.), *48* (II), 335.

148. RIS, F., 1894. *Neuropterologischer Sammelbericht 1893.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *9* (Hft. 3), 141.

149. Römer, J. J., 1789. *Genera insectorum Linnaei et Fabricii iconibus illustrata.* Winterthur, S. 24, 53 u. 55.

150. Roesel von Rosenhof, A. J., 1749/55. *Insektenbelustigungen*, Bd. *2*, S. 61, und Bd. *3*, S. 101, 126, 127, 130.

151. Rosenbaum, W., 1913. *Über Parasiten des Ameisenlöwen.* Mitt. Ent. Ges. Halle a. S., Hefte 5-7, S. 88.

152. Rudow, F., 1878. *Biologische Mitteilungen (Myrmel. verpuppt sich, ohne einen Kokon herzustellen).* Ent. Nachr., *4*, 272.

153. —— 1908. *Schmarotzer verschiedener Insekten.* Ent. Jahrb., *17*, 106.

154. Schneider, W. Th., 1843. *Monographia Generis Raphidiae* (latein). Breslau.

155. —— 1851. *Symbolae ad Monographiam Generis Chrysopae Leach.* Breslau.

156. Schoch, G., 1880. *Sammelnotiz über schweizerische Neuropteren.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *6*, 51.

157. —— 1885/87. *Neuroptera helvetica, analytisch bearb. als Grundlage einer Neuropterenfauna d. Schweiz.* In Fauna insectorum Helvetiae (Schaffhausen), S. 1, 33, 89.

158. —— 1890. *Acanthaclisis occitanica Villers.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *8*, 211. Schaffhausen.

159. Smith, R. C., 1922. *The biology of the Chrysopidae.* Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Stat. Ithaca, Mem. *48*, S. 1287.

160. Stäger, R., 1923. *Einige Beobachtungen an Raphidia ophiopsis Schn.* Soc. entom., Jahrg. *38*, 30.

161. —— 1924. *Andere Beobachtungen am Ameisenlöwen.* Schweiz. Ent. Anzeiger (Dübendorf), *3* (N. 3), 22.

162. —— 1924. *Ist der Ameisenlöwe eine Reflexmaschine ?* Ibid., *3* (N. 1), 3.

163. —— 1924. *Studien am Ameisenlöwen (Euroleon europ. M'L.).* Mitt. Natf. Ges. Bern, S. 1 (39).

164. —— 1925. *Studien am Ameisenlöwen.* Biol. Zentralbl., *45*, 65.

165. Standfuss, 1906. *Bewegliche Puppen bei Insekten mit vollkommener Verwandlung.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *11* (Hft. 4), 154.

166. —— 1910. *Notes on the Biology of Drepanopteryx phalaenoides L.* In: Morton, K. J., 1910 (siehe No. 123). Ent. M. M., *46*, 60.

167. Steck, Th., 1918. *Die Myrmeleoniden der Schweiz.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., *13*, 102.

168. —— 1926. *Neuroptera planipennia und Mecoptera. Netzflügler.* In: Fauna Helvetica, 7. Heft *(Insecta)*, S. 72. (Bibliographie d. schweiz. Landeskunde, Bern, fasc. IV (6), 7.)

169. STEIN, F., 1838. *Entwicklungsgeschichte mehrerer Insektengattungen aus der Ordnung der Neuropteren.* Arch. f. Naturgesch. (Wiegmanns), Jahrg. 4, Bd. *1*, 315.

170. STEINMANN, P., 1907. *Die Tierwelt der Gebirgsbäche, eine faunist.-biolog. Studie (17. Planipennia: Osmylus).* Ann. Biol. Lacustre, *2* (1907/08): 111.

171. STEINMANN, P. und SURBECK, G., 1918. *Die Wirkung organischer Verunreinigungen auf die Fauna schweizerischer fliessender Gewässer.* Bern, Sekr. Schweiz. Inspekt. Forstw., Jagd, Fischerei, S. 289.

172. STIRNIMANN, F., 1926. *Faunistisch-biologische Studien an den Seen und Tümpeln des Grimselüberganges.* Int. Rev. ges. Hydrobiol., Hydrograph., *16* (Hfte. 3/4), 254.

173. STITZ, H., 1926/27. *Megaloptera/Raphidiina*, in SCHULZE: Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 35, Liefg. 22, S. 29, und Liefg. 26, S. 49.

174. —— 1927. *Neuroptera, Netzflügler*, in BROHMER - EHRMANN - ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas, VI. Bd., Insekten, 3. Tl.

175. —— 1931. *Planipennia, Mecoptera*, in SCHULZE: Biologie der Tiere Deutschlands, Teil 35, Liefg. 33, S. 67.

176. STOLL, O., 1901. *Über xerothermische Relikten in der Schweizer Fauna der Wirbellosen.* Festschr. d. geogr.-ethnogr. Ges., Zürich.

177. STROHM, K., 1921. *In den Kaiserstuhl am 5. Juni 1921.* Mitt. Bad. Landesver. Natkde./Natschtz., S. 163.

178. —— 1933. *Neuroptera (Megalopt., Raphid., Planip., Mecopt.)*, in LAIS, R., 1933: Der Kaiserstuhl (siehe No. 84), S. 348.

179. SULČ, K., 1914. *Über die Stinkdrüsen und Speicheldrüsen der Chrysopiden.* S. B. Böhm. Ak. Wiss., Prag, *11* (11), 1.

180. SULZER, J. H., 1761. *Die Kennzeichen der Insekten.* Zürich. (I. Teil: S. 134; II. Teil, S. 44.)

181. —— 1776. *Abgekürzte Geschichte der Insekten nach dem Linnaeischen System.* Winterthur. Bd. 1, S. XXVII u. 174; Bd. 2, Tafel 25.

182. THOMAS, F., 1889. *Entomologische Notizen. 3. Auf Firn verwehte Insekten.* Ent. Nachr., Berlin, Jg. *16* (No. 20), 4.

183. TILLYARD, R. J., 1918. *The Panorpoid Complex. A study of the Phylogeny of the Holometabolous Insects, with spec. reference to the Panorpoidea and Neuropteroidea.* Proc. Linn. Soc. N.S.W., Vol. 43.

184. TJEDER, Bo, 1931. *A revision of the North European species of the genus Coniopteryx Curt. (s. str.), based upon a study of the male and female genitalia.* Ark. Zool., *23 A* (No. 10), 1.

185. —— 1932. *Preliminary notes on Hemerobius limbatellus of authors.* Ent. Tidskr., *53*, 193.

186. —— 1936. *Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestl. Provinzen Chinas. Neuroptera.* Ark. f. Zool., *29 A* (8), 1.

187. —— 1937. *Geographical and synonymical notes on some Raphidiidae and Sialidae.* Opuscula entomologica (Soc. Ent. Lund.), *2* (3), 118.

188. —— 1938. *The female of Chrysopa impunctata Reut.* Ibid., Bd. *3*, 28.

189. Turner, C. H., 1915. *Notes on the Behavior of the Ant-lion with Emphasis on the Feeding-Activities and Letisimulation.* Biol. Bull. Woods Hole, *29*, 277.

190. Weele, H. W. van d., 1908. *Ascalaphidae*, monographisch bearbeitet in: Coll. Zool. Selys Longchamps, fasc. VIII.

191. Williams, C. B., 1913. *Some biological notes on Raphidia maculicollis Steph.* Entomologist, *46*, 6.

192. Williams, C. B. und Killington, F. J., 1935. *Hemerobiidae and Chrysopidae in a light trap at Rothamsted Experimental Station.* Trans. Soc. Brit. Ent., *2*, 145.

193. Withycombe, C. L., 1922. *Notes on the Biology of some British Neuroptera (Planipennia).* Trans. Ent. Soc. London, S. 501.

194. —— 1923. *On two new species of Coniopterygidae from Egypt.* Bull. Soc. Roy. Ent. d'Egypte, *16*, 140.

195. —— 1923. *The wing venation of Raphidia maculicollis Steph.* Entomologist, *56*, 33.

196. —— 1924. *Note on the economic value of the Neuroptera, with special reference to the Coniopterygidae.* Ann. Appl. Biol. Cambridge, *11*, 112.

197. —— 1924. *Some aspects of the Biology and Morphology of the Neuroptera. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance.* Trans. Ent. Soc. London, S. 303.

198. Zang, R., 1901. *Entomologische Mitteilungen (über Raphidia-Puppen).* Insektenbörse, *18* (49), 389.

199. Zschokke, F., 1900. *Die Tierwelt der Hochgebirgsseen.* Neue Denkschr. d. Schweiz. Natf. Ges., *37*, 215.

200. —— 1916. *Die Tierwelt der Umgebung von Basel nach neueren Forschungen.* Verh. Natf. Ges. Basel, *28* (2), 28.

Tome 47, nº 17. — Août 1940.

RÉSULTATS DES DEUX MISSIONS SCIENTIQUES SUISSES EN ANGOLA
1928-29, 1932-33.

Nouvelle série de Coléoptères d'Angola

par

Maurice PIC

Sauf *Scaphidium angolense*, les nouveautés décrites ici proviennent des récentes récoltes et communications du Dr MONARD qui, comme précédemment, a eu l'amabilité de me céder les *unica*. J'ai le plaisir de dédier au récolteur un nouveau genre et trois espèces nouvelles. A l'exception d'un Scaphidiide et d'un Hétéromère, placés en tête de cet article, tous les autres Insectes sont des Phytophages du groupe des Eumolpides.

Scaphidium angolense n. sp. [Scaphidiide].

Oblongum, antice et postice attenuatum, nitidum, nigrum, elytris in singulo infra humeros externe et ante apicem transverse rufo maculatis, pectore lateraliter testaceo, antennis ad basin tarsisque rufis; elytris paulo diverse, pro parte reducte lineato punctatis. Longueur: 6 mm.

Angola (coll. PIC).

Voisin de *S. pulchellum* Reitt., en diffère par le thorax noir, les élytres à dessins roux isolés.

Ectenostoma monardi n. sp. [Hétéromère].

Elongata, subparallela, convexa, nitida, olivaceo-viridis, fere glabra. Antennis parum elongatis et gracilibus, pro parte nigris, articulis ultimis incrassatis; capite dense punctato, pro parte cupreo; thorace parum breve; antice paulo attenuato, elytris paulo angustiore, parum fortiter et sparse punctato, postice medio

impresso; elytris elongatis, apice breve attenuatis, sat dense et irregulariter punctatis, pro parte plicatis, fere instriatis; pedibus metallicis, gracilibus. Longueur: 7-8 mm.

Kuvangu; Lunda, en septembre (plusieurs exemplaires in coll. Monard et Pic).

Peut se placer près de *E. nigra* Borch., en diffère par la coloration et la sculpture élytrale.

Monardiella n. gen. (Eumolpides)

Capite robusto, ante oculos impresso, mandibulis validis, oculis prominulis, paulo emarginatis; thorace immarginato, lateraliter subarcuato; elytris brevibus, convexis, humeris non prominulis, epipleuris distinctis; corpus pubescens; femoribus crassis, anticis minute dentatis, unguibus paulo fissis.

Genre, établi pour l'espèce nouvelle suivante, me paraissant voisine de *Melindea* Lef. et en différant (ex description) par les antennes à derniers articles grêles, le thorax subarqué latéralement, immarginé, les fémurs antérieurs seuls dentés, les tibias non droits.

Monardiella subacuminata n. sp.

Oblongo-subovata, convexa, nigro-aenea aut paulo cuprea, diverse albo pubescens, antennis testaceis, articulis ultimis apice nigris. Capite dense punctato aut plicato; elytris thorace non latioribus, brevibus, postice valde attenuatis et subacuminatis, minute et sparse punctatis. Longueur: 4—4,5 mm.

Ebanga, en novembre et V. de Ponte, en décembre (plusieurs exemplaires in coll. Monard et Pic).

Angoleumolpus subelongatus n. sp.

Oblongo-elongatus, nitidus, rufo-testaceus, oculis nigris. Capite fortiter punctato, in vertice fere impunctato; thorace breve, antice attenuato, minute et sparse punctato; elytris non brevibus, postice attenuatis, minute striato-punctatis. Longueur: 4 mm.

S. Amaro, en septembre (un exemplaire).

Diffère de *A. pallidicolor* Pic par la forme non raccourcie, le thorax plus rétréci en avant, les élytres un peu striés.

Siagrus signatus n. sp.

Oblongus, nitidus, pro parte luteus, pro parte nigro-olivaceus. Capite olivaceo, ad oculos et antice luteo signato, fortiter et sparse punctato; antennis piceis, ad basin luteis; thorace olivaceo, circa luteo marginato, breve et lato, lateraliter arcuato, sat fortiter sat dense punctato; scutello olivaceo; elytris luteis, ad basin et ad medium transverse et diverse olivaceo signatis, his latis et brevibus, pro parte substriatis et lineato punctatis; infra corpore bicolorato; pedibus luteis, femoribus apice et tibiis ad basin olivaceis, femoribus parum crassis, dentatis. Longueur: 4 mm.

S. Amaro, en septembre (un exemplaire).

Espèce caractérisée par son thorax arqué conjointement à sa particulière coloration.

Siagrus discoidalis n. sp.

Oblongus, nitidus, niger, capite thoraceque rufis et minute punctatis, antennis nigris, ad basin testaceis, scutello elytrisque testaceis, his in disco et in singulo antice longe nigro signatis. Thorace parum transverso, antice attenuato; elytris latis et brevibus; minute lineato punctatis; pedibus parum elongatis, femoribus dentatis. Longueur: 5 mm.

V. de Ponte, en décembre (un exemplaire).

Peut se placer près de *S. bimaculatus* Lef., en diffère par les élytres non striés, les pattes plus foncées, etc.

Siagrus bicoloripes v. nov. *semirufus*.

Oblongus, capite thorace scutelloque rufis, elytris cyaneo-violaceis, striato-punctatis; pedibus pro majore parte metallicis, femoribus dentatis.

V. de Ponte (coll. Monard et Pic).

La forme typique a l'avant-corps foncé.

Siagrus viridicollis n. sp.

Oblongus, nitidus, viride metallicus, elytris diverse rufis, membris pro parte rufis. Capite thoraceque sat minute et sparse punctatis, illo parum breve, antice attenuato; antennis rufis, apice nigris; elytris latis et brevibus, striatis aut fortiter lineato-punc

tatis, rufis, ad medium et commune late viride notatis (forma typica), aut in disco reducte viride notatis, sutura viridis (var. *disjunctus)*, aliquot elytris rufis *(v. obliteratus)*; infra corpore viridescente; pedibus rufo-testaceis, femoribus apice diverse nigris aut piceis, aliquot late viridibus. Longueur: 4,5-5 mm.

V. de Ponte, en décembre (coll. Monard et Pic).

Voisin du précédent. Caractérisé par la coloration de l'avant-corps qui est d'un vert métallique, tandis que les élytres sont diversement roux.

Menius rufus n. sp.

Oblongus, nitidus, concolor, rufus, antennis nigris, ad basin rufis. Capite rugoso-punctato, ad oculos profunde et triangulariter sulcato, oculis griseis; thorace breve et lato, lateraliter subarcuato, parum fortiter et sparse punctato; elytris thorace paulo latioribus, sat brevibus, diverse fortiter punctatis; femoribus dentatis. Longueur: 4,5 mm.

Chimporo, en novembre (un exemplaire).

Espèce très caractérisée par sa coloration générale rousse.

Pagria rufoscutellaris n. sp.

Oblongo-subovata, nitida, rufo-testacea, sutura aliquot brunnescens. Capite fortiter punctato; thorace breve, lateraliter subarcuato, sat fortiter et sparse punctato; elytris latis et brevibus, antice paulo impressis, diverse, pro parte fortiter lineato punctatis, lateraliter costulatis; femoribus minute dentatis. Longueur: 3 mm.

Katumbela, juin et août (coll. Monard et Pic).

Voisin de *P. suturalis* Lef., avec une coloration générale claire.

Pagria apicalis n. sp.

Oblongo-subovata, nitida, nigra, elytris ad apicem luteo maculatis, membris luteis. Capite fortiter sat dense punctato; thorace sat breve, lateraliter subarcuato, fortiter et dense punctato; elytris latis, sat brevibus, postice valde attenuatis, antice paulo impressis, in disco diverse lineato punctatis, lateraliter irregulariter punctatis et sinuate unicostatis. Longueur: 2 mm. environ.

A placer près de *P. varidus* Lef., s'en distingue à première vue par chaque élytre orné d'une macule préapicale jaune.

Kuvangu, en décembre (un exemplaire).

Pagria monardi n. sp.

Oblongo-subovata, nitida, aenea, antennis, tibiis tarsisque rufis. Capite sat minute et sparse punctato; thorace parum breve, antice attenuato, sat minute et sparse punctato; elytris latis et brevibus, apice breve attenuatis, parum fortiter lineato-punctatis, lateraliter impresso punctatis. Longueur: 2-3 mm.

Lunda, en septembre (coll. Monard et Pic).

Espèce très caractérisée ayant un facies de *Pachnephorus* Redt. mais avec le dessus non squamuleux et la tête munie de chaque côté d'un petit sillon très net, écarté de l'œil.

Eryxia dentipes n. sp.

Oblonga, sat robusta, subopaca, rufa, squamulis elongatis albis vestita, his pro majore parte sparsis, scutello et pectore dense squamulatis, antennis piceis, ad basin testaceis. Thorace sat breve et parum lato, postice paulo angustiore, dense punctato; elytris thorace valde latioribus, parum elongatis, apice attenuatis, infra humeros impressis, dense ruguloso-puncatis; pedibus parum elongatis, femoribus subclavatis, tibiis posticis extus apice longe dentatis. Longueur: 7 mm.

Lunda, en septembre (un exemplaire).

Espèce caractérisée par sa taille avantageuse pour le genre et robuste, les tibias munis d'une longue dent.

Dermoxanthus monardi n. sp.

Oblongus, nitidus, metallicus, viridescens, elytris aliquot pro parte rufo tinctis, epipleuris et membris testaceis, infra corpore aliquot diverse rufescente. Capite subalutaceo, medio sulcato, sparse punctato; thorace breve et lato, antice angustiore, lateraliter fere recto et marginato, minute et sparse punctato; elytris thorace paulo latioribus, parum elongatis, postice attenuatis, sat minute et irregulariter punctatis, pro parte transverse plicatis; femoribus diverse crassis, anticis fortiter dentatis. Longueur: 5-5,5 mm.

S. Amaro, en septembre (coll. Monard et Pic).

Je place dubitativement dans le genre *Dermoxanthus* Baly cette espèce surtout caractérisée par la sculpture élytrale et les cuisses antérieures munies d'une forte dent.

Dermoxanthus monardi v. n. *rufescens.*

Oblongo-elongatus, rufescens, paulo iridescens; thorace transverso, minutissime et sparse punctato; elytris diverse lineato-punctatis, implicatis. Longueur: 5 mm.

S. Amaro (un exemplaire).

Se distingue de *monardi mihi* par la forme plus allongée, la ponctuation différente et la coloration générale roussâtre.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES GENRES

Cet index comprend les genres traités dans les articles suivants de la Revue suisse de zoologie:

I. Coléoptères (Clavicornes, Clérides, Malacodermes, Hétéromères, Bruchides, Phytophages) d'Angola. 1931, t. 38, nº 24, pp. 419-427.

II. Coléoptères Phytophages d'Angola (Cryptocéphalides et divers). 1936, t. 43, nº 28, pp. 623-629.

III. Coléoptères d'Angola. 1937, t. 44, nº 6, pp. 105-109.

IV. Coléoptères (Clavicornes, Malacodermes, Hétéromères e. p. et Endomychides) d'Angola. 1937, t. 44, nº 33, pp. 483-489.

V. Coléoptères Phytophages d'Angola. 1939, t. 46, nº 4, pp. 115-142.

VI. Nouvelle série de Coléoptères d'Angola (présent article).

Tome 47, n° 18. — Août 1940.

Diplopodes de la Guinée portugaise récoltés par le D[r] A. Monard

par

J. CARL

Genève.

Avec 2 figures dans le texte.

La petite collection de Diplopodes que M. le D[r] A. MONARD a récoltée à Bissao pendant la saison sèche et remise au Muséum de Genève, comprend cinq espèces. Deux d'entre elles, un *Oxydesmus* spec. et une *Peridontopyge* spec., ne sont représentées que par des ♀; nous préférons ne pas leur attacher un nom spécifique qui resterait douteux. Des trois autres espèces, l'une permet une intéressante mise au point synonymique et les deux autres, qui sont nouvelles pour la Guinée portugaise, appellent quelques remarques d'ordre morphologique.

1. *Ophistreptus contortus* (Bröl.).

Spirostreptus contortus. BRÖLEMANN, H. Mém. Soc. zool. France, XVIII, p. 209-212, pl. V, fig. 8-12. 1905.

Ophistreptus contortus. ATTEMS, C. Zoologica, Bd. 25, Lief 5/6, p. 117. 1914.

Syn.: *Ophistreptus penetrans*. SILVESTRI, Jahrb. Hamburger wiss. Anstalten, XXIV, p. 233. 1907. — ATTEMS, C. Zoologica, Bd. 25, Lief. 5/6, p. 121. 1914.

Une comparaison détaillée de nos exemplaires avec les descriptions citées ci-dessus et celle que ATTEMS a donnée de *O. cycnodes*

(Karsch) nous amène à cette conclusion: *O. contortus* Bröl. ne saurait être synonyme d'*O. cycnodes* (Karsch), comme le veut Attems. L'espèce a les deux feuillets du coxite des gonopodes de longueur à peu près égale et c'est par ce caractère qu'elle et *O. guineensis* Silv. diffèrent des trois autres espèces du genre reconnues par Attems. *O. contortus* (Bröl.), au contraire, se range dans ce second groupe étant donnée l'inégalité manifeste des deux feuillets en question. Il concorde en outre par la sculpture, la forme des lobes latéraux du collum, le nombre peu élevé des segments, etc., tout à fait avec *O. penetrans* Silv., espèce que je n'hésite pas à considérer comme synonyme de *O. contortus*, ce dernier nom ayant la priorité sur celui de Silvestri.

Cette synonymie admise, *O. contortus* (Bröl.) habite la Sénégambie, région de Faleme (Brölemann), la Guinée française, région de Kourneth (Attems) et la Guinée portugaise (Silvestri et coll. Monard).

2. *Peridontopyge conani* (Bröl.).

Odontopyge conani. Brölemann, H. Mém. Soc. Zool. France, XVIII, p. 201, fig. III-V et pl. IV, fig. 1-5 (♂), 1905.
Peridontopyge conani. Attems, C. Zoologica, Bd. 25, Lief. 5/6, p. 215, 1914. — Brölemann, Archives Zool. expér., vol. 65, p. 61, 62, 1926.
Syn.: *Peridontopyge perplicata*, ♀. Silvestri, F. Jahrb. Hamburger wiss. Anst., Bd. XXIV, p. 239, 1907. — Brölemann, H. Arch. zool. exp., vol. 65, p. 61-62, 1926.

Les ♂♂ et ♀♀ rapportés par le D[r] A. Monard répondent, à part certains détails dus soit à la variation individuelle soit à l'interprétation ou encore à la position des objets dessinés, parfaitement à la description et aux figures qu'en a donné Brölemann. Cet auteur avait cru reconnaître l'équivalent d'une paire de poches trachéennes postérieures dans une pièce impaire rectangulaire, à angles prolongés. Cette pièce (*pt* dans sa fig. 2) n'est autre chose que le sternite des gonopodes postérieurs dont l'atrophie chez les *Odontopygidae* n'était pas encore connue à cette époque. Dépouillée de ses prolongements tendineux, elle revêt une forme un peu différente de celle que lui a prêtée Brölemann (voir notre fig. 1, S 2) et rappelle la silhouette d'une molaire courte à racines très obtuses. La pièce la plus caractéristique des gonopodes est le

lobe cylindrique comprimé (*f*) qui se termine par deux têtes arrondies.

Brölemann (1926, p. 62, note) avait déjà soupçonné l'identité spécifique de *P. conani* et *P. perplicata* Silv. ♀ de Bissao. La découverte, à Bissao, du ♂ typique de *P. conani* nous permet d'affirmer cette synonymie, avec la priorité à *P. conani* Bröl.

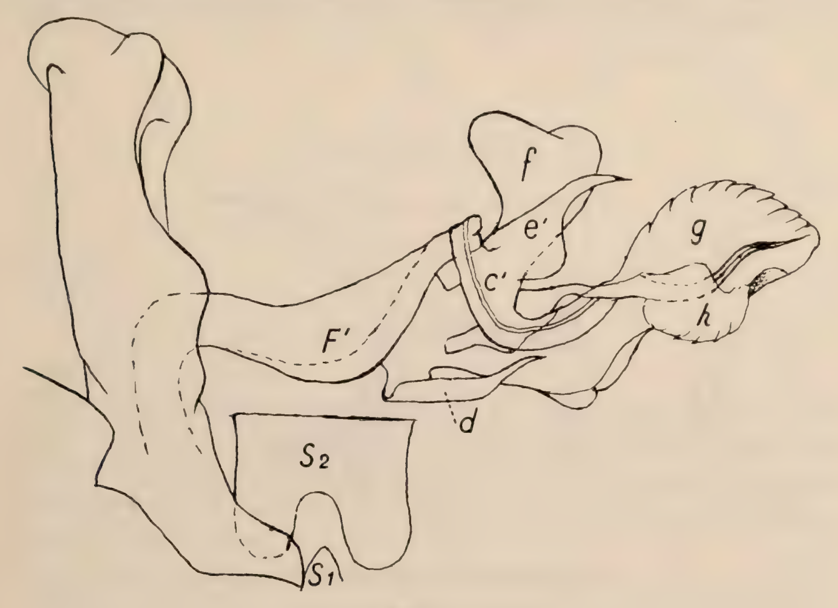


Fig. 1.

Peridontopyge conani (Bröl). ♂.

Gonopode, face aborale. S1 et S2, les deux sternites.
Les lettres du télopodite sont les mêmes que dans la fig. 4 de Brölemann (1905).

3. *Peridontopyge rubescens* Att.

Attems, C. *Wiss. Erg. d. Exped. R. Grauer n. Zentralafrika*, 1909-1911. *Diplopoda*. Ann. Nathist. Museum Wien, Bd. XLI, p. 86, fig. 65, 66, 1927.

Cette espèce a été décrite de Dakar. Nos exemplaires, 3 ♂♂ de Bissao, correspondent dans l'ensemble très bien à la description originale. Ceux qui sont complets comptent l'un 74 segments, comme le type, l'autre 70 segments. Ils sont de taille plus forte,

ayant jusqu'à 8 mm. d'épaisseur (contre 5,5 chez le type). Le collum porte sur chaque côté cinq forts plis, mais le large bourrelet marginal présente autour de l'angle antérieur arrondi du lobe encore deux sillons déterminant deux petits plis. Les gonopodes qu'ATTEMS a très justement rapprochés de ceux de *P. volzi* Carl leur ressemblent encore davantage si l'on examine leur face aborale, négligée par ATTEMS. Sa figure 66 fait penser à un tarse comprimé en lamelle

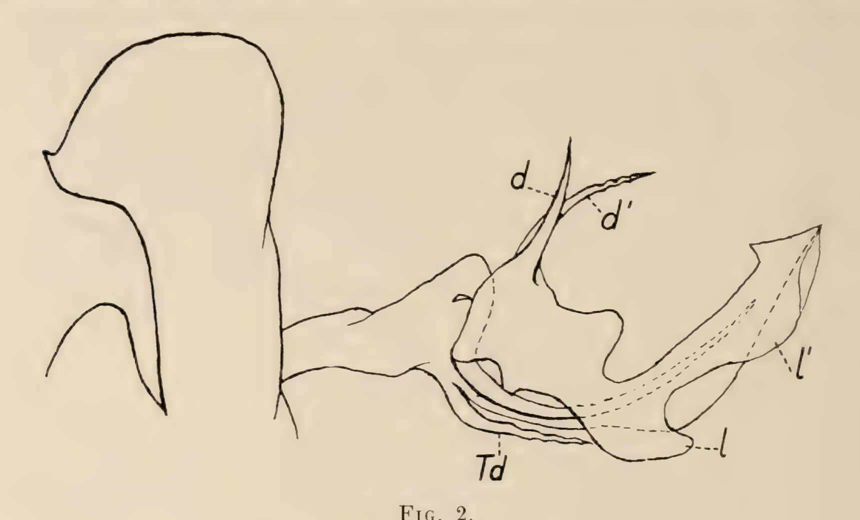


FIG. 2.

Peridontopyge rubescens Att. ♂.

Gonopode, face aborale.

falciforme, à bords presque parallèles. En réalité, le tarse est parcouru du côté convexe par une large dépression longitudinale, dont le bord oral est presque régulier, tandis que le bord aboral dessine deux larges lobes *l* et *l'* qui accentuent encore la ressemblance avec les gonopodes de *P. volzi*. Dans les deux mâles que nous avons examinés, l'épine tibiale *Td* et l'épine tarsale *d'* sont légèrement tournées en tire-bouchon dans leur dernier quart.

Tome 47, nº 19. — Décembre 1940

La fécondation chez *Limax maximus* L.

par

J.-L. PERROT

Avec 5 figures dans le texte.

INTRODUCTION

Parallèlement aux observations que je réalisai sur *Arion empiricorum* Fer. (la limace rouge) et qui ont été publiées en 1939 dans le Bulletin biologique de la France et de la Belgique, j'essayai l'élevage en laboratoire d'une série de *Limax maximus* L. (la limace grise) de nos régions.

La plupart de ces animaux me donnèrent des résultats bizarres quant à l'évolution de leur tractus génital, dont certaines parties s'atrophièrent presque complètement alors que la glande de l'albumen et l'oviducte devenaient au contraire énormes et bourrés de substance graisseuse. J'espère être bientôt en mesure de décrire cette sorte de castration lorsque les renseignements sur les conditions de vie en cristallisoir (nourriture, humidité, lumière, etc.) seront précisés.

Un certain nombre de ces limaces cependant pondirent normalement et j'eus la bonne fortune de pouvoir fixer les organes génitaux de l'une d'elles au moment de la ponte, ainsi que j'avais pu le faire maintes fois avec des limaces rouges, matériel beaucoup plus facile.

La précision avec laquelle certaines observations cytologiques ont pu être effectuées, bien que réalisées sur un seul animal, m'incite à les publier brièvement, bien persuadé qu'elles peuvent être généralisées aux limaces grises vivant à l'état naturel.

PARTIE DESCRIPTIVE

Le 7 juin 1938, je capturai une très grosse limace grise dans le jardin des Bastions, à côté de l'Université. Mise en cristallisoir immédiatement, elle vécut jusqu'à sa dissection dans une atmosphère tenue régulièrement humide et dans un lieu sombre, mangeant de la laitue et de la carotte distribuées régulièrement et alternativement.

Je m'étonnai de ne pas la voir pondre dans le courant de l'été ou de l'automne, car sa taille imposante prouvait qu'elle était bien adulte et qu'elle s'était certainement déjà accouplée.

Enfin, le 22 janvier 1939, hors de saison il est vrai, je constatai la présence dans le cristallisoir d'une belle ponte parfaitement normale de 100 à 120 œufs. De cette ponte naquirent le 17 février plus de 100 jeunes limaces. L'incubation dura donc 26 jours à la température du laboratoire variant de 14 à 19 degrés C.

Le 14 février, je surpris la limace au début de sa seconde ponte. Six œufs avaient déjà été pondus. Ils éclorent le 12 mars, après 26 jours d'incubation comme les premiers.

La limace fut immédiatement disséquée et je trouvai 15 œufs dans l'oviducte au stade de première division de maturation (métaphase).

Je fixai alors l'ovotestis, le canal hermaphrodite et la chambre de fécondation, dans le liquide de ZENKER, pour en faire l'analyse cytologique.

Les coupes, d'une épaisseur de 12 microns, furent colorées à l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN, seule façon de mettre nettement en évidence les spermatozoïdes (leur flagelle en tout cas) dans les ovocytes fécondés.

La chambre de fécondation de *Limax maximus* n'est pas aussi simple de structure que celle d'*Arion empiricorum*. Ce n'est pas un repli élargi de l'extrémité du canal hermaphrodite, mais bien un réservoir en cul-de-sac sur le flanc duquel débouche le conduit vecteur des éléments germinaux (voir fig. 1). Cette dissemblance est importante et m'a donné l'idée d'étudier cette portion précise du système génital chez toute une série de Stylommatophores. C'est en effet de sa structure anatomique, qu'à mon avis, doivent dépendre, pour une grande part, les processus d'autofécondation

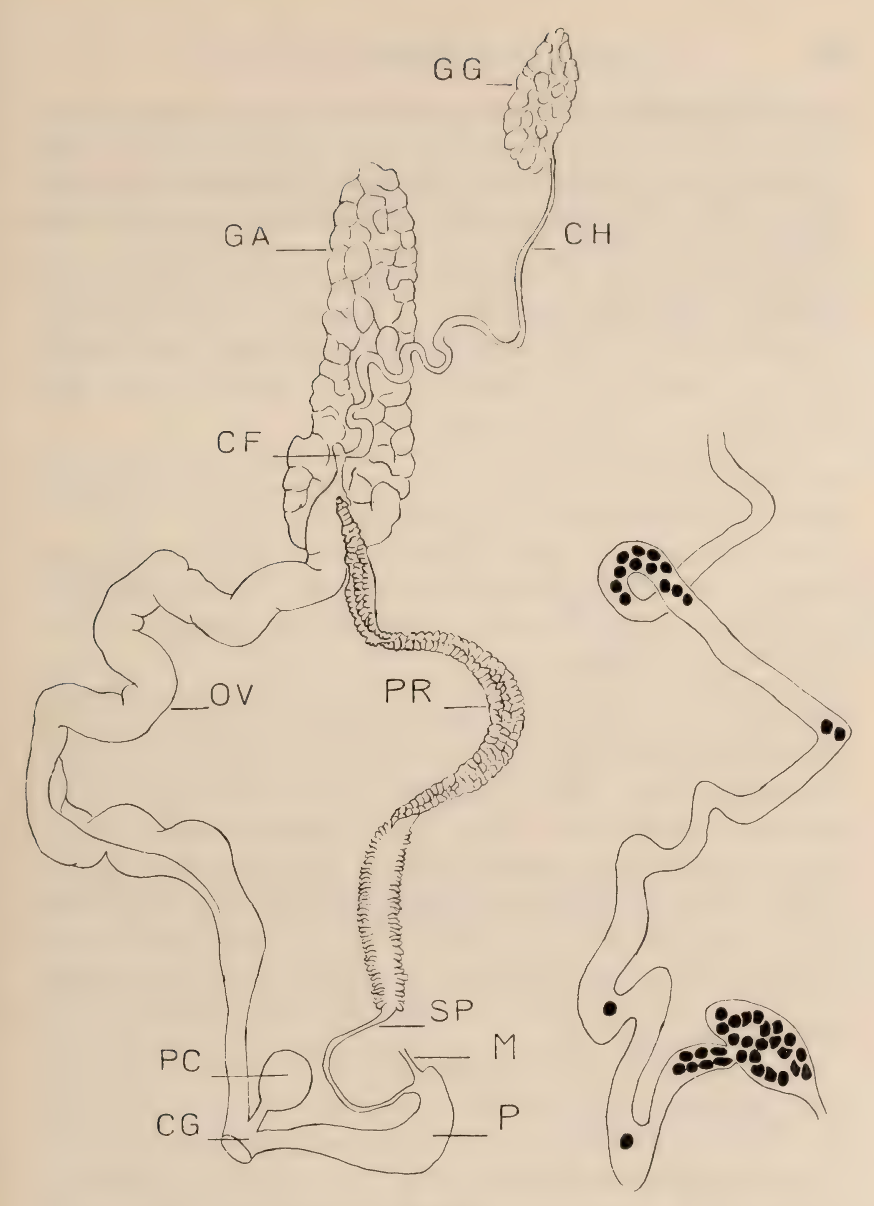


Fig. 1.

A gauche, appareil génital de la Limace grise (*Limax maximus* L.) d'après Baudelot. GG = glande hermaphrodite, CH = canal hermaphrodite, GA = glande de l'albumen, CF = chambre de fécondation, OV = oviducte, SP = spermiducte, PR = prostate, PC = poche copulatrice ou réceptacle séminal, P = pénis, M = muscle rétracteur du pénis, CG = cloaque génital.

A droite, les deux tiers inférieurs du canal hermaphrodite et la chambre de fécondation de la *Limax maximus* L. montrant la position des différents ovocytes. Reconstitution d'après de nombreuses coupes. Le sperme n'a pas été représenté, mais remplirait le canal et la chambre entièrement.

Gross. : 12 × environ.

ou de fécondation croisée dans ce groupe. J'y reviendrai dans un autre travail.

Il y a 49 ovocytes dans la chambre de fécondation de notre limace grise. Tous sont au stade métaphasique de la première division de maturation.

J'ai constaté dans 46 ovocytes la présence d'un spermatozoïde complet, à tête déjà arrondie et à flagelle souvent enroulé sur lui-même (Fig. 2). Sur les trois autres ovocytes, mes observations sont négatives. La proportion des ovocytes fécondés dans cette chambre est donc d'environ 94%.

Ces 49 grosses cellules germinales sont serrées les unes contre les autres, d'où leur forme variable, et entourées d'une masse de spermatozoïdes flagellés qui s'insinuent entre elles.

Pas plus que chez *Arion*, je n'ai observé de cônes protoplasmiques — ou quelque formation semblable — analogues à ceux que présentent régulièrement les ovocytes des Hélicidés, dans la chambre de fécondation.

Vingt-trois ovocytes se trouvent dans le canal hermaphrodite. Sept d'entre eux sont dans la portion tout à fait terminale, au débouché du canal dans la chambre de fécondation. Il n'y a pas de solution de continuité entre eux et les 49 ovocytes du réservoir. Ces sept ovocytes sont fécondés chacun par un spermatozoïde complet et sont en métaphase de première division de maturation. (Fig. 3),

Seize autres ovocytes sont répartis dans le canal comme suit: 1 isolé à quelque distance du groupe de 7, 1 autre isolé un peu plus haut, 2 très rapprochés dans la zone moyenne du canal, enfin 12 ovocytes groupés dans une boucle du conduit dans sa partie supérieure (voir fig. 4).

Ces 16 ovocytes (23 — 7) sont toujours au même stade (métaphase de première division), mais la fécondation n'a pas encore eu lieu. Pas trace de flagelle ou de tête de spermatozoïde dans aucun d'eux. De nombreux éléments mâles les entourent cependant et remplissent la lumière du canal hermaphrodite dans tout son parcours.

La paroi des acini de l'ovotestis est épaissie, corrélativement à la décharge du sperme qui amène une réduction sensible de la taille de la glande et par là-même un tassement des éléments épithéliaux et conjonctifs. Pour ainsi dire plus de spermatozoïdes dans la glande, et encore faut-il chercher les rares qui s'y trouvent très

attentivement avant de les déceler, tant ils sont clairsemés. La glande est à un stade presque purement femelle.

En effectuant toute une série de numérations, j'arrive à dénombrer 1350 à 1400 ovocytes dans la glande génitale. La plus grande partie d'entr'eux sont au stade vésicule germinative. Cependant, 56 sont en métaphase de première division de maturation et, point important, 6 sur ces 56 sont fécondés par un spermatozoïde dont j'observe et la tête et le flagelle. (Fig. 5).

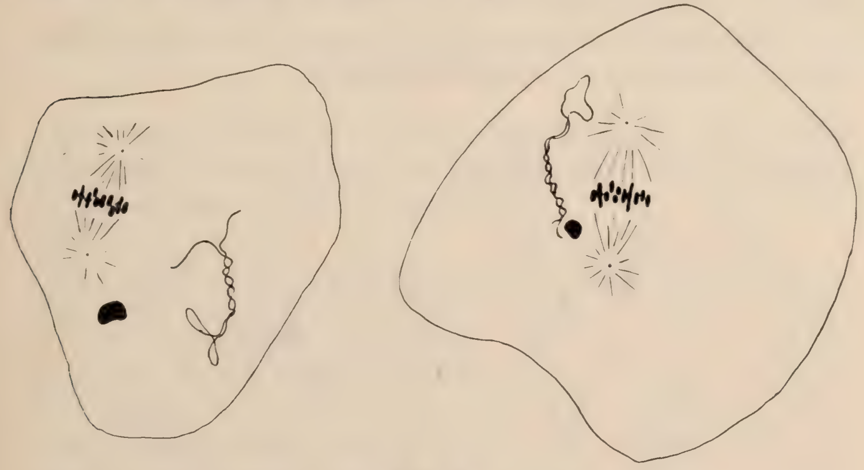


Fig. 2.

Ovocytes dans la chambre de fécondation, reconstitués d'après plusieurs coupes et légèrement schématisés. Hématoxyline.

Ainsi le 4% des ovocytes de l'ovotestis sont en métaphase et le 11% de ceux-ci sont fécondés.

Je résumerai ces observations par le tableau suivant:

Œufs pondus	6	fécondés (métaphase)
Œufs dans l'oviducte	15	fécondés (métaphase)
Ovocytes dans la chambre de fécondation	49	fécondés, sauf 3 (métaph.)
Ovocytes dans le canal hermaphrodite:		
A. Portion terminale	7	fécondés (métaphase)
B. Portion moyenne	4 (2+2)	non fécondés (métaphase)
C. Portion supérieure	12	non fécondés (métaphase)
Ovotestis	50	non fécondés (métaphase)
	6	fécondés (métaphase)
	13-1400	non fécondés (vésicule germinative)

Le nombre total des œufs qui auraient été déposés sans mon intervention est de 149, en comptant les 56 ovocytes en métaphase de première division de maturation dans l'ovotestis comme devant faire partie de la ponte. Ce chiffre n'a rien d'exagéré et correspond très vraisemblablement à la réalité.

Voici les points qui sont à relever:

1. Les ovocytes descendent le tractus génital dans toute sa longueur au stade métaphasique de première division.

2. Les ovocytes au niveau de la chambre de fécondation sont tous (ou presque tous) fécondés (46 sur 49).

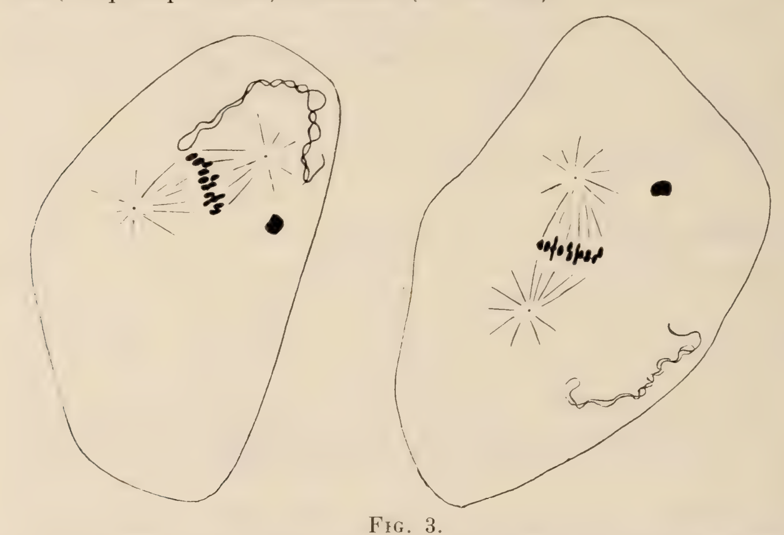


Fig. 3.

Ovocytes fécondés dans la portion terminale du canal hermaphrodite, reconstitués d'après plusieurs coupes et légèrement schématisés. Hématoxyline

3. Cette fécondation est déterminée par un spermatozoïde complet, le flagelle pénétrant en entier dans l'ovocyte.

4. Les ovocytes qui sont à la partie tout à fait terminale du canal hermaphrodite sont fécondés.

5. Il y a donc des spermatozoïdes propres à effectuer la fécondation en amont de la chambre de fécondation.

6. Les ovocytes dans la partie supérieure du canal ne sont pas fécondés, mais un certain nombre d'entre eux pourrait l'être si l'on se rapporte aux observations faites au niveau de l'ovotestis.

7. Un faible pourcentage d'ovocytes en métaphase dans l'ovotestis sont fécondés.

8. Il y a donc un certain nombre d'éléments mâles propres à la fécondation à ce niveau.

9. De même que chez *Arion empiricorum*, le rôle physiologique de la chambre de fécondation ne semble pas aussi strictement défini que chez les Hélicidés, puisque certains ovocytes peuvent être fécondés plus haut.

DISCUSSION

Chez *Arion empiricorum*, la fécondation a lieu le plus souvent dans la glande hermaphrodite, qui renferme encore dans la majorité des cas un grand nombre de spermatozoïdes.

Les ovocytes, dans la chambre de fécondation, sont bien souvent déjà au stade de deuxième division de maturation ou aux premiers stades de segmentation.

Les spermatozoïdes responsables de la fécondation sont flagellés.

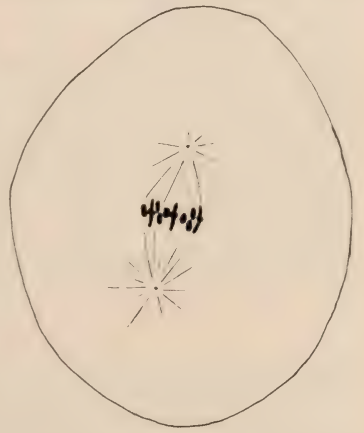


Fig. 4.
Ovocyte non fécondé, dans la portion moyenne du canal hermaphrodite. Hématoxyline.

Ce sont, ou des éléments qui ont évolué sur place et qui effectuent dans ce cas une autofécondation directe, ou des éléments, autochtones ou étrangers, mûris dans le réceptacle séminal, et qui ont remonté le tractus génital jusqu'à l'ovotestis, pour effectuer une autofécondation indirecte ou une fécondation croisée. J'ai expliqué dans mon travail sur *Arion*, pourquoi je penchais pour la première interprétation. Cependant, mes observations sur *Limax maximus* m'ont fait quelque peu changer d'idée à cet égard.

Remarquons en effet, que les sept ovocytes dans la partie terminale du canal hermaphrodite sont tous fécondés, alors que les 16 ovocytes aux niveaux supérieurs ne le sont pas.

Ce fait indique que des spermatozoïdes mûrs se trouvent dans la zone du canal hermaphrodite la plus proche de la chambre de fécondation et que ce sont là très probablement des éléments émigrés de la dite chambre.

Si cette interprétation est juste dans le cas de *Limax maximus*, dont la chambre de fécondation est en cul-de-sac — ce qui constitue un obstacle à la migration des spermatozoïdes vers une région supérieure — il serait difficile de ne pas admettre une remontée du sperme jusqu'à l'ovotestis chez *Arion*, dont la chambre de

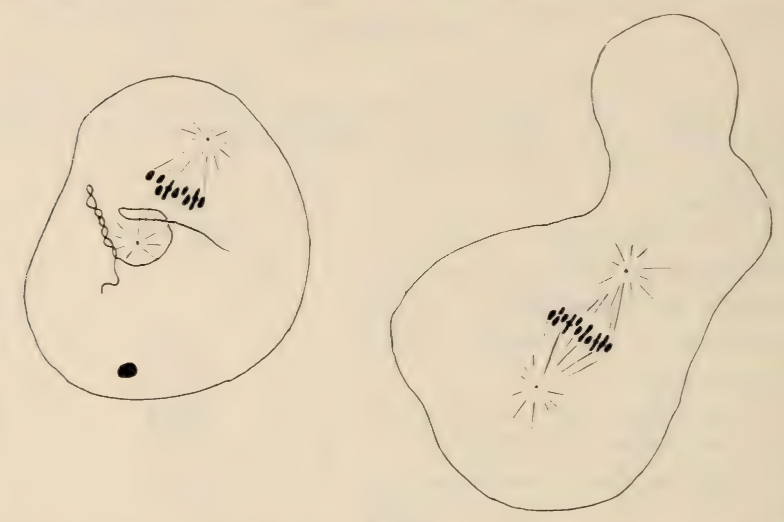


Fig. 5.

A gauche, ovocyte fécondé dans l'ovotestis. A droite, ovocyte non fécondé dans l'ovotestis. Sa forme est bien caractéristique des ovocytes libres dans la lumière des acini de la glande génitale. Reconstitués d'après plusieurs coupes et légèrement schématisés. Hématoxyline.

fécondation n'est en somme qu'une anse élargie du canal hermaphrodite.

J'avais invoqué, dans mon précédent travail, la densité extraordinaire du sperme dans ce canal qui, en quelque sorte, en interdirait l'accès aux éléments cherchant à s'insinuer en direction de la glande hermaphrodite, mais la densité du sperme au niveau du canal de *Limax maximus* est tout aussi forte.

Il est donc prématuré d'exclure *a priori* la possibilité d'une fécondation intraovarique indirecte — aussi bien chez *Arion* que

chez *Limax* —, processus qui agirait ainsi parallèlement à l'auto-fécondation directe, et dont l'importance dépendrait du nombre respectif des deux sortes de spermatozoïdes. Il n'en est pas moins clair que chez *Limax maximus*, la chambre de fécondation doit bien être un organe préposé à la fécondation, celle-ci ne s'effectuant qu'accessoirement à un niveau supérieur (six ovocytes fécondés sur 56 en métaphase de première division dans l'ovotestis).

Chez *Arion*, c'est le contraire qui se passe généralement. Il est du reste raisonnable d'admettre qu'il existe, à côté de variations entre espèces, des différences individuelles au sein d'une espèce donnée, et même chez un seul individu au cours de ses pontes successives.

Insistons en outre sur le fait que chez *Limax*, comme chez *Arion*, c'est un spermatozoïde entier qui féconde les ovocytes, ce que les coupes colorées à l'hématoxyline mettent en évidence avec une netteté parfaite.

Cette observation est en contradiction avec les dires de Künkel, qui admet que chez les *Arion* et chez les *Limax*, les spermatozoïdes ne sont propres à la fécondation qu'après avoir subi une métamorphose avec perte du flagelle, au niveau du réceptacle séminal.

Ikeda, travaillant sur *Philomycus bilineatus*, reprend cette idée, mais aucun de ces deux auteurs n'ont pu prouver cette hypothèse, n'ayant pas fait une analyse cytologique précise de leur matériel respectif.

AUTEURS CITÉS

1863. Baudelot, E. *Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes.* Ann. Sci. nat. Paris, 4me sér., 19.

1929. Ikeda, K. *The spermatozoa of Philomycus bilineatus, with special reference to their metamorphosis in the receptaculum seminis.* Annot. zool. jap., 12.

1916. Künkel, K. *Zur Biologie der Lungenschnecken.* Heidelberg.

1939. Perrot, J.-L. *Contribution à l'étude de la fécondation chez les Pulmonés Stylommatophores. Le cas de l'Arion empiricorum Fér. (Arion rufus L.).* Bulletin biol. France-Belgique, fasc. 4, 73.

1939. Perrot, J.-L. *La fécondation chez Arion empiricorum Fer.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève Vol. 56, nº 1, p 30.

Tome 47, nº 20. — Décembre 1940.

Sur quelques Cestodes

par

CH. JOYEUX et J. G. BAER

Avec 5 figures dans le texte.

Nous décrivons ici des Cestodes de provenances diverses, dont nous n'avons pu joindre l'étude à de précédentes publications, en raison des événements.

Choanotaenia marchali (Mola, 1907).

Hôte: *Gallinula chloropus* (L.), Poule d'eau (Ralliforme).

Lieu de la récolte: Etangs de la Camargue (Bouches-du-Rhône).

Cette espèce, décrite par Mola (1907) sous le nom de *Taenia marchali*, a été classée par Fuhrmann d'abord (1908) dans le genre *Monopylidium*, puis, après remaniement de la systématique de ce groupe (1932), dans le genre *Choanotaenia*. Nos observations confirment parfaitement ce dernier point de vue, et le Cestode en question possède tous les caractères du genre *Choanotaenia* Railliet, 1896, tel que Fuhrmann l'a compris dans la dernière édition de sa monographie. C'est, à notre connaissance, la seule espèce de *Choanotaenia* signalée jusqu'à présent chez les Ralliformes. Il semble qu'elle n'ait pas été revue, depuis la description déjà ancienne de Mola, qui l'a récoltée également chez *Gallinula chloropus* (L.), en Sardaigne.

Nos échantillons correspondent d'une façon générale à la description de Mola; l'hôte est le même, la région géographique voisine. Nous n'hésitons donc pas à assimiler notre espèce à *C. marchali*, malgré quelques différences que nous allons signaler.

La longueur de nos Vers atteint 30 à 50 millimètres, en extension moyenne (35 mm. d'après Mola). Les anneaux sexués sont de petite taille, mesurant à peu près 700 μ de large sur 300 μ de long.

Ils s'allongent considérablement ensuite; les anneaux mûrs, souvent libres dans l'intestin, atteignent 3 mm. de long sur 1,50 mm. de large.

Le scolex mesure, comme dimensions extrêmes, 260 μ avec rostre évaginé et 470 μ avec rostre invaginé à son intérieur. Les ventouses ont en moyenne 135 μ de diamètre; cette dimension peut d'ailleurs varier dans des limites assez considérables, suivant leur degré d'extension. Le rostre, en moyenne extension, a 200 μ de long, depuis l'extrémité jusqu'au fond du sac. Son diamètre maximum est de 90 μ.

Les crochets ont été vus partiellement par Mola. Cet auteur n'a eu à sa disposition que des échantillons probablement abîmés, car il a noté la caducité de ces organes et n'a pu en fixer le nombre. Il décrit et figure une seule couronne, dont il a dessiné deux crochets isolés et de même taille. En calculant cette taille d'après le grossissement indiqué (× 1000), on trouve à peu près 17 μ. Dans nos échantillons, fixés dans de bonnes conditions, le nombre des crochets (fig. 1) atteint 42 à 46, répartis en une double couronne. Ceux de la première rangée mesurent 32 μ; ceux de la seconde 22 à 25 μ. Ce sont très probablement les crochets de cette seconde rangée qui étaient seuls restés en place dans les exemplaires examinés par Mola, et ce sont ceux-là qu'il a observés.

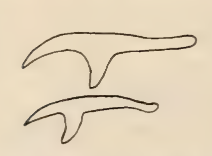


Fig. 1. — Crochets de *Choanotaenia marchali*.

Les anneaux sexués correspondent bien à la description de Mola. Les pores génitaux, irrégulièrement alternes, sont situés à la partie antérieure de l'anneau. Les testicules sont au nombre de 45 à 50 (Mola donne comme chiffre 50 à 60, sa figure en représente 46), ils se trouvent dans la partie postérieure de l'anneau, débordant légèrement sur les côtés. Ils ont 45 μ de diamètre. La poche du cirre, globuleuse, atteint le vaisseau ventral sans le dépasser. Ses dimensions varient, pour la longueur, de 90 μ dans les anneaux sexués à 150 μ dans les anneaux mûrs; son diamètre est de 55 μ. Elle débouche dans un petit atrium génital, ainsi que le vagin. Il existe un volumineux réceptacle séminal, persistant longtemps et ne disparaissant que dans les anneaux mûrs.

L'utérus se résout en capsules ovifères qui remplissent tout l'anneau. Mola les décrit et les figure comme pouvant contenir

indifféremment un à six œufs. En réalité, elles se trouvent entassées dans l'anneau et leurs contours sont parfois difficiles à délimiter. Elles ne contiennent qu'un seul œuf. Celles qui sont relativement peu serrées à la périphérie de l'anneau mesurent environ 100 μ de diamètre; l'embryon a 45 μ; ses crochets, 17 μ.

Hymenolepis annandalei Southwell, 1922.

Syn. *H. annandalei* var. *longosacco* Joyeux et Baer, 1939.
Hôte: *Scolopax rusticola* L., Bécasse commune (Charadriiforme).
Localité de la récolte: Corse.

Southwell a décrit *H. annandalei* chez *Limosa belgica*, dans l'Inde. Récemment, chez *Tringa* sp., nous avons étudié un Cestode se rapprochant de cette espèce par tous ses caractères, mais en différant par la taille des crochets et de la poche du cirre. Les crochets, dans nos échantillons, avaient 27 à 30 μ de long, tandis que ceux de l'espèce type ont 32 μ. La poche du cirre de nos échantillons mesurait 350 à 400 μ sur 40 à 48 μ, atteignant le milieu de l'anneau, avec vésicule séminale peu apparente. Pour l'espèce type, Southwell donne 180 μ sur 40 μ. Dans la figure de cet auteur, elle n'atteint pas le vaisseau ventral; la vésicule séminale est très apparente.

Nous basant sur ces différences, nous avons cru pouvoir établir la variété *longosacco* d'*H. annandalei.*

Les exemplaires que nous venons d'examiner, provenant de *Scolopax rusticola*, montrent des caractères appartenant aux deux formes. Nous trouvons des poches du cirre dont les dimensions se rapprochent de la variété *longosacco*, tandis que les crochets sont, par leur taille, ceux de l'espèce type. Il existe en outre des dimensions intermédiaires entre les chiffres donnés ci-dessus, aussi bien pour la taille des crochets que pour celle de la poche du cirre.

Dans ces conditions, nous croyons devoir supprimer la variété *longosacco* et rapporter tous nos échantillons à *H. annandalei.* Il faudra alors élargir la diagnose en ce qui concerne les caractères litigieux, soit: crochets ayant 27 à 32 μ de long. Poche du cirre variant de 180 à 400 μ de long, sur 40 à 48 μ de diamètre, pouvant ne pas atteindre le vaisseau ventral ou le dépasser et s'étendre jusqu'au milieu de l'anneau. Vésicule séminale plus ou moins apparente.

Hymenolepis recurvirostrae Krabbe, 1869.

Hôte: *Capella macrodactyla* Bp. (Charadriiforme).
Lieu de la récolte: Madagascar.

Krabbe a découvert cette espèce chez *Recurvirostra avocetta* (Brems.) provenant d'Egypte. Meggitt (1927) la retrouve dans le même pays et chez le même hôte et en donne une nouvelle description.

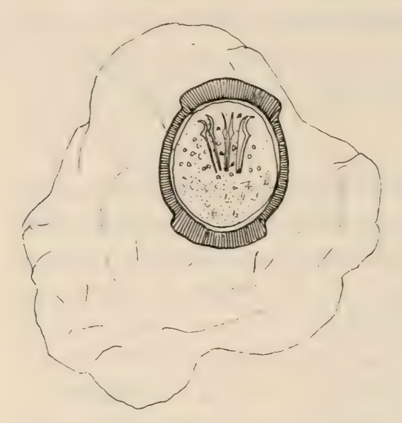


Fig. 2.
Œuf d'*Hymenolepis recurvirostrae*.

Voici les principales caractéristiques de nos échantillons. Ils mesurent environ 60 mm. de longueur sur 1,5 mm. de largeur maxima, mais ils sont assez contractés. Les crochets ont bien la forme figurée par Krabbe. Ils sont au nombre de 10 et mesurent 13 à 15 μ (15 à 17 μ d'après Krabbe; 12 à 13 μ d'après Meggitt). La poche du cirre varie, d'après Meggitt, de 125 à 210 μ de longueur sur 20 à 30 μ de diamètre suivant le degré de maturité de l'anneau. Nous trouvons dans nos échantillons 120 à 180 μ sur 20 à 42 μ; elle est effilée. Les trois testicules sont en ligne droite.



Fig. 3. — Système musculaire d'*H. recurvirostrae*, fragment d'une coupe transversale.

Les organes femelles ont l'aspect habituellement rencontré chez les *Hymenolepis*. Les œufs (fig. 2), déjà figurés par Krabbe, sont du type incomplet. La coque externe, très mince, disparaît au cours du développement et, chez les œufs mûrs, n'existe plus que sous forme de débris enveloppant la coque interne. Cette dernière est résistante. Son épaisseur est de 3 μ 7 sur les côtés et de 6 μ aux pôles,

où elle présente des renflements. Elle mesure 48 à 51 µ sur 40 à 44 µ. Les crochets de l'embryon ont 20 µ.

H. recurvirostrae est remarquable par le développement de son système musculaire (fig. 3). La couche sous-cuticulaire est très marquée. La couche longitudinale est figurée par une première rangée externe de 96 à 100 faisceaux régulièrement alignés, contenant 5 à 8 fibres chacun. Ces faisceaux ont environ 15 µ de diamètre. Une seconde rangée, interne, comprend des faisceaux beaucoup plus volumineux, mesurant 45 à 50 µ de diamètre, au nombre de 14 à 16 en tout, soit 7 à 8 de chaque côté, régulièrement disposés, contenant chacun 12 à 16 grosses fibres.

Les musculatures transversale et dorso-ventrale sont moyennement développées, elles sont du type habituel.

Le vaisseau ventral mesure 23 µ, le dorsal 15 µ. La masse nerveuse 20 à 25 µ.

Hymenolepis tsengi nov. sp.

Syn. *Hymenolepis recurvirostrae* Kr., 1869, var. *magnosacco* Joyeux, Baer et Martin, 1936.

Nous avons créé, avec R. Martin (1936), une variété *magnosacco* d'*Hymenolepis recurvirostrae* Kr., pour un Cestode d'*Himantopus himantopus* (L.), récolté en Somalie-Nord. Nous l'avons distinguée de l'espèce de Krabbe par la taille plus grande de sa poche du cirre. A cette époque, nous n'avions pas encore eu l'occasion d'examiner *H. recurvirostrae*. En comparant les échantillons décrits ci-dessus et identifiés comme *H. recurvirostrae* Kr. avec ceux de notre variété, nous constatons des différences suffisantes pour élever celle-ci au rang d'espèce. Voici sa description, plus détaillée que dans notre premier travail.

Fig. 4. — Crochet d'*Hymenolepis tsengi*, nov. sp.

La taille est de 80 mm. de long sur 1 mm. de large au maximum. Le scolex mesure en moyenne 300 µ de large avec rostre rétracté à son intérieur, les ventouses 125 µ de diamètre; le rostre porte 10 crochets (fig. 4) ayant la forme de ceux d'*H. recurvirostrae*, mais un peu plus petits, soit 10 à 11 µ de long.

Les testicules sont en ligne droite ou disposés plus ou moins en triangle suivant le degré de contraction de l'anneau. La poche du cirre, effilée, est très longue. Dans les anneaux sexués, elle mesure 350 à 400 μ; dans les anneaux âgés, elle atteint généralement 500 μ, parfois elle peut aller jusqu'à 550 μ. Une vésicule séminale occupe à peu près la moitié proximale. Le cirre est armé de fines épines très caduques à sa partie distale.

L'appareil génital femelle ne présente rien de particulier. Le réceptacle séminal est assez peu marqué, il est globuleux et mesure environ 80 μ de diamètre.

Dans nos échantillons, les œufs ne sont malheureusement pas assez mûrs pour que nous puissions les décrire. Autant que nous avons pu en juger, la coque interne est moins épaisse que chez *H. recurvirostrae* et ne présente pas d'épaississements aux pôles. L'embryon a 20 à 25 μ, ses crochets ne mesurent que 10 μ.



Fig. 5. — Système musculaire d'*H. tsengi*, nov. sp., fragment d'une coupe transversale.

Le système musculaire (fig. 5) est bien différent de celui d'*H. recurvirostrae.* Il est pauvrement représenté. La musculature sous-cuticulaire est à peine visible. La musculature longitudinale consiste en 8 à 10 faisceaux irrégulièrement disposés, de 2 à 6 fibres chacun. De plus, il existe quelques fibres isolées dans le parenchyme. Les musculatures transversale et dorso-ventrale sont figurées par quelques faisceaux épars.

Le vaisseau ventral mesure 10 μ de diamètre, le vaisseau dorsal 5 μ. Nous n'avons pu distinguer la masse nerveuse sur nos coupes.

De cette description, nous croyons pouvoir conclure que ce Cestode est suffisamment distinct d'*H. recurvirostrae* pour pouvoir être considéré comme une bonne espèce. Le nom de *magnosacco* que nous lui avions donné lorsque nous le considérions comme variété ne peut subsister, car il tombe en homonymie avec *Hymenolepis magnisaccis* Meggitt, 1927, également parasite de Charadriiformes. Nous proposons donc de lui attribuer le nom nouveau: *Hymenolepis tsengi*, et sommes heureux de le dédier au Professeur Shen Tseng.

Voici le tableau des caractères distinguant *H. recurvirostrae* de *H. tsengi*. Les dimensions sont exprimées en μ.

	H. recurvirostrae	*H. tsengi*
Longueur des crochets du rostre	13 à 17	10 à 11
Longueur de la poche du cirre	125 à 210	500 à 550 (anneaux mûrs)
Crochets de l'embryon . . .	20	10
Système musculaire	très développé	peu développé

Dans notre « Faune des Cestodes de France », à propos d'*Hymenolepis recurvirostrae* (1936, p. 313, en note), nous avons signalé que des échantillons d'origine africaine avaient une poche du cirre longue de 500 μ. Il est possible que nous ayons eu affaire à *H. tsengi*. Malheureusement, ces exemplaires ne sont plus en notre possession et nous ne pouvons les examiner.

Cysticercus Taeniae lyncis Skinker, 1935.

Hôte: *Rusa unicolor* (Kerr, 1792) syn. *Cervus aristotelis* (Ruminant). Dans le foie.

Lieu de la récolte: Route de Phan-Tiet à Dalat (Indochine). Le matériel consiste en trois cysticerques, présentant l'aspect habituel. Chacun d'eux est inclus dans une membrane adventice.

Apres avoir été dégagées de cette membrane, les larves ont les caractères indiqués dans le tableau suivant. Nous les assimilons à *Cysticercus Taeniae lyncis* Skinker, 1935, dont la larve se trouve chez des Cervidés et l'adulte chez des Félidés, en Amérique du Nord. Nous pensons qu'il doit exister aussi en Indochine dans le groupe des Carnivores. N'ayant eu à notre disposition que du matériel fixé, il nous a été impossible de tenter l'évolution.

Les chiffres de Skinker, à l'exception des dimensions de la larve, se rapportent à la forme adulte.

Les mensurations de la lame, du manche et de la garde des crochets sont faites suivant le schéma indiqué par M. S. Skinker (pl. 19, fig. 4), de façon à obtenir des résultats comparables à ceux de cet auteur.

	Skinker	Personnel
Taille des cysticerques . . .	8 mm./6,5 mm.	8 mm./6 mm.
Scolex	620 μ à 1 mm.	600 μ
Ventouses	165 à 205 μ	230 μ
Rostre	250 à 400 μ	325 μ
Nombre de crochets . . .	36 à 46	40 à 44
Taille des grands crochets .	220 à 258 μ	256 à 259 μ
Longueur de la lame . . .	79 à 85 μ	90 à 95 μ
» de la garde . . .	55 à 70 μ	56 à 63 μ
» du manche . . .	110 à 151 μ	120 à 140 μ
Taille des petits crochets .	159 à 208 μ	165 à 172 μ
Longueur de la lame . . .	61 à 73 μ	65 à 73 μ
» de la garde . . .	43 à 63 μ	43 à 50 μ
» du manche . . .	79 à 122 μ	70 à 75 μ
Caractère de la garde . . .	nettement bifide	nettement bifide
Hôte	Cervidés	Cervidés
Habitat	Poumon et péricarde	Foie
Localité	Amérique du Nord	Indochine

OUVRAGES CITÉS

1908. Fuhrmann, O. *Die Cestoden der Vögel.* Zool. Jahrb. Suppl. 232 p.

1932. Fuhrmann, O. *Les Ténias des Oiseaux.* Mém. Univ. Neuchâtel, VIII, 381 p.

1936. Joyeux, Ch. et Baer, J. G. *Faune de France.* T. 30, *Cestodes.* 613 p., Paris, Lechevalier.

1936. Joyeux, Ch., Baer, J. G. et Martin, R. *Sur quelques Cestodes de la Somalie-Nord.* Bull. Soc. de Path. exotique, XXIX, p. 82-85.

1939. Joyeux, Ch. et Baer, J. G. *Sur quelques Cestodes de Charadrii-formes.* Bull. Soc. Zool. de France, LXIV, p. 171-186.

1869. Krabbe, H. *Bidrag til Kundskab om Fuglenes Baendelorme.* Dansk. Vidensk. Selsk. Skr. naturvid. math. Afd. (5), vol. 8, p. 249-363, 10 pl.

1927. Meggitt, F.-J. *Report on a collection of Cestoda, mainly from Egypt.* Part II. *Cyclophyllidae:* family *Hymenolepididae.* Parasitology, XIX, p. 420-450, pl. XXVIII-XXIX.

1907. Mola, P. *Un nuovo elminto della Gallinula chloropus, anatomia e biologia.* Bull. de l'Ac. Royale de Belgique, Classe des Sciences, p. 886-896, 1 pl.

1935. Skinker, M.-S. *Two new species of Tapeworms from Carnivores and a redescription of Taenia laticollis Rudolphi*, 1819. Proc. U.S. Nat. Mus., 83, n° 2980, p. 211-220, pl. 19-21.

1922. Southwell, T. *Cestodes from Indian Birds with a Note on Ligula intestinalis.* Ann. Trop. Med. and Parasitol., XVI, p. 355-382.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 47, nº 21. — Décembre 1940.

Beiträge zur Kenntnis der Jugendphasen des Flusskrebses

Astacus fluviatilis (Rond.) L.

mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose

von

Albert BIEBER

Basel.

Mit 8 Textfiguren und 16 Tabellen.

INHALTSÜBERSICHT

EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit soll einige Beiträge liefern zur Kenntnis der Biologie der Jugendphasen des Flusskrebses, *Astacus fluviatilis* (Rond.) L.; insbesondere waren einzelne Phänomene im Ablauf der Metamorphose Gegenstand besonderer Beobachtungen und Versuche.

Ursprünglich befasste ich mich mit Untersuchungen über die Dotterresorption in Flusskrebsembryonen. Dazu brauchte ich Serien von Eiern, Larven und Jungtieren der verschiedenen Entwicklungsstadien, die ich mir nur aus einer selbst angelegten Krebszucht beschaffen konnte. Die mannigfachen Enttäuschungen meiner Zuchtversuche, die mit überraschenden Erfolgen abwechselten, erzeugten ein wachsendes Interesse an den aufgetretenen biologischen Problemen, deren Klärung Ziel meiner Arbeiten wurde.

Das Studium der ersten Stadien der postembryonalen Entwicklung des Flusskrebses, die Bestimmung ihrer zeitlichen Folge, sowie die Lösung biologisch-ökologischer Probleme der Aufzucht der Eier und Larven am Muttertier sicherten erst eine künstliche und frühzeitig vom Muttertier unabhängige Zucht.

Die bisher bekannten biologischen Beobachtungen aus den ersten Lebensperioden der Flusskrebse sind Einzelbeobachtungen, die sich oft stark widersprechen, da die Autoren zu wenig Rücksicht auf das Alter und die Lebensbedingungen der Tiere genommen hatten.

Ich habe mich speziell mit den Bedingungen der künstlichen Aufzucht, dem Mechanismus der Aufhängung der Larven am Muttertier und im Zusammenhang damit mit den Fragen nach der Zahl und der Entstehung der Eihüllen beschäftigt. Ausserdem versuchte ich zeitliche Gesetzmässigkeiten zwischen dem Schlüpfen und den nachfolgenden Häutungen zu finden. In Verbindung mit diesen Untersuchungen

standen Beobachtungen und Versuche über die Bildung und den Abbau der Gastrolithen, über das Auftreten der Pigmente und deren Verschiebung, Arbeiten, die noch weiter fortgesetzt werden.

Die einschlägige Literatur habe ich eingehend studiert, jedoch mit Rücksicht auf den Umfang dieser Mitteilungen Zitate von Textstellen und von Autoren auf das Allernotwendigste beschränkt.

Eine Darstellung des heutigen Standes der Kenntnisse der Flusskrebsbiologie behalte ich mir vor; jedoch möchte ich hier nicht unterlassen, auf die Dissertation von H. Voelkel, 1919 hinzuweisen, die als Manuskript der Universität Marburg zugänglich ist und einen ausgedehnten Literaturnachweis enthält.

KAPITEL I

BIOLOGISCHE NOTIZEN ÜBER ADULTE TIERE.

1. Krebse in Gefangenschaft.

Dohlenkrebse (*Astacus pallipes* Ler.), die ich in der Ergolz bei Liestal gefangen, und Edelkrebse (*Astacus fluviatilis* (Rond.) L.) aus einem Basler Comestiblesgeschäft hatte ich 1931 in die Betontröge im schattigen Hof der Zoologischen Anstalt der Universität Basel (Z.A.B.) eingesetzt.

Die Wasserzufuhr war ungenügend, was im Sommer tägliche starke Temperaturschwankungen zur Folge hatte, und ausserdem mussten die Tröge vom Spätsommer an wegen des fallenden Laubes von in der Nähe stehenden Bäumen gedeckt bleiben. Die Sterblichkeit der eingesetzten Tiere war ausserordentlich hoch, sodass ich den Versuch machte, die Zuchttiere des Jahres 1932 in ein Bassin im Aquarienraum der Z.A.B. umzusetzen. Ein Trog von 205 cm Länge und 70 cm Breite, dessen eine Wand aus Glas bestand, wurde durch eine Eternitplatte halbiert. In die eine Hälfte wurde ein Kammersystem aus Zinkblech eingesetzt, wodurch acht Behälter von durchschnittlich 35 cm Länge und 26 cm Breite entstanden, die mit einer schwachen Kiesschicht beschickt und bei einer ständigen Wasserhöhe von 13 cm gehalten wurden. Eine Leitung spendete aus 15 cm Höhe in kräftigem Strahl, der Luft in die Tiefe mitriss, ständig frisches Wasser.

Die Lebensbedingungen schienen, gemessen an der Lebensdauer der gefangenen Krebse, besser, wenn auch keineswegs ideal. Ich habe diese Behälter auch für spätere Zuchten benützt, weil ihr Wasser nur den täglichen und jahreszeitlichen Schwankungen des Basler Wassernetzes, aber nicht zusätzlichen Erwärmungen unterworfen war und die Zuflussmenge ständig reguliert werden konnte. Ausserdem waren sie bequem erreichbar und gut zu übersehen.

Eine bewegliche elektrische Beleuchtung ermöglichte Beobachtungen im Innern der einzelnen Behälter. An beiden Orten habe ich den Krebsen kleine und mittlere Tontöpfe (Blumenkacheln), grosse Kiesel- und Backsteine in die Behälter gelegt. Kleine Exemplare von Krebsmännchen verkrochen sich mit Vorliebe in die Löcher der Backsteine; sehr gerne wurden Tonkacheln als Behausung angenommen, oft aber genügte der Raum zwischen Steinen und Bassinrand, oder aber die Krebse gruben sich unter einem Stein im Kies eine flache Höhle. Infolge ihres ausgeprägten Thigmotropismus bedürfen die Tiere, wie dies auch Doflein (1910) und Voelkel (1919) festgestellt haben, eine seitliche, wenn möglich auch hintere Begrenzung des Aufenthaltsortes, an die sie sich anpressen können. Eine Ueberdachung des gewählten Schlupfwinkels scheint mit Bezug auf den Thigmotropismus nach meinen Beobachtungen nicht wichtig zu sein.

Musste ich Krebsweibchen auf die erfolgte Kopulation oder Eiablage hin kontrollieren, oder den Zustand des Eigeleges prüfen, dann packte ich sie mit einer Hand zu beiden Seiten des Rückenpanzers, hob sie aus dem Wasser und streckte mit der andern Hand das Abdomen. Durch diese Manipulation wurden die Tiere in ihrem ganzen Verhalten meist stark gestört. Sie fanden längere Zeit, nachdem ich sie ins Wasser zurückgebracht hatte, ihre Ruhe nicht mehr und waren bei den nächsten Kontrollen äusserst schreckhaft. Manchmal überfiel sie in der starken Strecklage bei der Kontrolle auch eine leichte Starre. Im Verlaufe der Jahre bin ich dazu übergegangen, jedem Tier eine Tonschale als Schlupfwinkel zu bieten, mit der ich es bei Kontrollen aus dem Wasser hob, das über den Rand der Schale und durch die Bodenöffnung abfloss. Langsam stellte ich den Topf aufrecht und neigte ihn dann so, dass der Krebs mit dem Rücken gegen die Wand zu liegen kam. Dabei fand eine leichte Streckung des Abdomens statt, soweit das Gefäss sie eben zuliess, die aber zu einer flüchtigen Kontrolle des Geleges oder der angehefteten Spermatophoren immer ausreichte. Dann wurde der Topf langsam gekippt, damit der Krebs auf die Füsse zu stehen kam und wieder ins Wasser zurückgebracht. Nach einigen Tagen der Gewöhnung liessen die Krebse diese Kontrollen ohne wesentliche, oft sogar ohne jede sichtbare Reaktion über sich ergehen. Grundbedingung für den ungestörten Ablauf der Kontrollen schien mir dabei die Lage des

Krebses zu sein, der mit gebeugtem Abdomen am Boden des Blumentopfes anliegen musste.

PESTA (1926) versuchte aus dem Rückwärtsschwimmen der Krebse eine Norm für den Bezug der Schlupfwinkel abzuleiten. Ich habe häufig gesehen, wie die Tiere ihre Schalen kopfvoran betraten und im Innern, auch bei beschränktem Raum, wendeten.

Tagsüber lagen die Tiere meist mit zurückgeschlagenen grossen Antennen und gegen den Kopf eingewinkelten, etwas geöffneten Scheren in ihren Töpfen oder Höhlen, oder aber mit nach vorn gestreckten und dem Körper eng angelegten Gehbeinen und Scheren einer Bassinwand oder einem Backstein angeschmiegt. In den kegelstumpfförmigen Tontöpfen schienen sie eine schiefe, durch seitliches Emporschieben an der Wand erreichte Stellung zu bevorzugen, ja in einem Fall beobachtete ich im Winter 1937 wiederholt, dass ein Weibchen, mit Gehbeinen und Scheren nach unten verstrebt, mit dem Rücken nach unten in der Schale „hing". Mit dem Einbruch der Dunkelheit wurden die Krebse lebhafter, kletterten über Steine und Töpfe, griffen die Mitbewohner an oder versuchten, irgendwie aus dem Bassin herauszukommen. Oft fanden heftige Kämpfe statt, von denen am nächsten Morgen abgeworfene Scheren, herumliegende Antennen oder halbausgefressene Panzer beredtes Zeugnis ablegten. K a n n i b a l i s m u s ist bei Krebsen nicht eine Erscheinung, die nur ausnahmsweise und nur bei hungernden Tieren vorkommen kann (PESTA 1926), sondern eine verbreitete Eigenschaft alter und junger Tiere (CHANTRAN 1871), die vielleicht durch eine ungünstige Auswahl der gereichten Nahrung gefördert werden kann. Fleischfutter habe ich meinen Tieren in genügender Auswahl zur Verfügung gestellt.

Während der ersten Zuchtversuche habe ich die Tiere in regelmässigen Intervallen von vier bis fünf Tagen mit Rinds- oder mit Kalbsleberstückchen gefüttert, die manchmal in ein bis zwei Nächten aufgefressen wurden. Oft wurde aber kein Futter angenommen; einzelne Fleischstückchen blieben, von mir nicht gesehen, liegen, schimmelten und gefährdeten die ganze Zucht. Mit der Zeit ging ich dazu über, den Krebsen die Fleischstückchen (Rindfleisch, Kalbsleber, Blutegel, Regenwürmer und Kaulquappen), mit einer Pinzette vor die kleinen Antennen zu halten und hatte nur dafür zu sorgen, dass beim Angriff auf die Beute, der meist

plötzlich und sehr heftig erfolgte, diese in die Scheren gelangte. War die Nahrung in dieser Weise angenommen, dann wurde sie mit grösster Wahrscheinlichkeit innerhalb der nächsten paar Minuten, oder wenigstens Stunden, verzehrt. Wurde die Nahrung nach einem ersten Ergreifen wieder losgelassen, dann blieb sie liegen und musste weggeräumt werden. Nahm ein Krebs das Futter nach dem ersten oder zweiten Anbieten nicht an, dann liess ich ihn hungern. Gefüttert wurde je nach Nahrungsannahme alle 8—14 Tage oder auch nur alle 4 Wochen.

Krebse, die ich in der beschriebenen Weise hielt, starben alle nach etwa 3—5 Monaten, meist nach dem ersten grössern Temperaturanstieg im Frühling. Ich habe nie einen toten Krebs in seinem Schlupfwinkel gefunden, immer verliess er diesen 1—2 Tage vor seinem Tode, schleppte sich an eine freie Stelle des Bassins und drehte sich dort in der Mehrzahl der Fälle auf den Rücken. Ich habe oft solche Krebse auf die Beine gestellt, manchmal gingen sie noch ein paar Schritte, meist blieben sie dort, wo ich sie hingebracht hatte stehen und drehten sich nach einiger Zeit wieder auf den Rücken. Diese Drehung ist eine aktive Bewegung, die durch das Ueberrollen über die dem Körper angelegten Beine der einen Körperseite zustande kommt. Sie wird nicht durch Wasserströmung verursacht.

Die Eier der im Aquarium verstorbenen Tiere löste ich jeweils ab und brachte sie in Glasschalen unter laufendes Wasser.

2. Kopulation, Eiablage und Befruchtung der Eier.

Die Mehrzahl der Autoren, die Kopulationen von Flusskrebsen beobachtet haben, stimmen in der Darstellung des Vorganges überein (Roesel 1755, Chantran 1870, Schillinger 1893, Ortmann 1901, Dröscher 1906, Voelkel 1919 und Zehnder 1935). Ich habe selbst eine Kopulation von Tieren der Spezies *Ast. pallipes* Ler. beobachtet, die kurz nach dem Fang in einem Fischkessel vor sich ging. Ich hatte die beiden Tiere am 5. November 1931 unter einer Steinplatte im Bachbett der hintern Ergolz oberhalb Liestal in einer Wassertiefe von ca 30 cm gefunden

und in einen kleinen runden Fischkessel gebracht, in welchen schon ein Männchen der gleichen Art eingebracht worden war. Meine Beobachtung durch die kleine Oeffnung des Fischkessels stimmt in den wesentlichen Punkten mit den Darstellungen der zitierten Autoren überein.

Das Anheften der Spermatophoren beschreibt SCHILLINGER (1893) sehr klar.

Die milchige Flüssigkeit, in der die mikroskopisch kleinen, völlig unbeweglichen Spermatozoen liegen, hat Rahmkonsistenz und erhärtet im Wasser schon nach kurzer Zeit. Ich habe selbst an einem, am 26. Sept. 1937 sezierten Flusskrebsmännchen festgestellt, dass die Vasa deferentia von einer weissen, zähen und gummiartigen Masse vollständig erfüllt, die Gonaden aber klein an Gestalt und etwas dunkler gefärbt waren. Das Auftreten von Samenpaketen auf der Dorsalseite des Schwanzfächers darf als Ausnahme bezeichnet werden, es handelt sich dabei um Fehlablagen, jedoch sind die Spermatophoren auf der Ventralseite der Uropoden häufig zu finden. Dass es sich dabei um eine direkte Ablage an dieser Stelle handelt (CHANTRAN 1870), scheint mir unrichtig zu sein. SCHILLINGER (1893) nahm eine Uebertragung beim Einschlagen des Abdomens während des Rückstosschwimmens an, blieb aber eine Erklärung schuldig, warum nur auf den Uropoden, jedoch nie auf der Telsonunterseite Samenpakete gefunden werden. Ich habe nun festgestellt, dass das Krebsweibchen beim Schwimmen den Schlag, der mit gespreizten Uropoden ausgeführt wird, wegen des zu grossen Wasserwiderstandes nicht bis zur Berührung der angehefteten Spermatophoren führen kann. Hingegen wird beim langsamen Beugen des Abdomens, wie es beispielsweise beim Niederlegen im Schlupfwinkel ausgeführt wird, der mehr oder weniger geschlossene Schwanzfächer an die Basen der Gehbeinpaare angepresst. Je nach dem Mass der Einklappung der Uropoden bleiben noch nicht erhärtete Spermatophoren an den äussern oder innern Uropoden, oder zur grossen Seltenheit an der Telsonunterseite kleben.

Es ist sehr schwer, das Alter festzustellen, in welchem die Krebse geschlechtsreif werden. SACHS A LEWENHEIMB (1665), ROESEL (1755), CHANTRAN (1870 und 1871), SCHIEMENZ (1892) und DRÖSCHER (1906) nehmen an, dass die Geschlechtsreife beim Männchen im dritten, beim Weibchen aber im vierten Jahr eintritt.

Die Befunde von Andrews (1907) für *Cambarus affinis* weichen von den obigen Daten vollständig ab. Er konnte ein Männchen von 55 mm Länge beobachten, das mit einem Weibchen des gleichen Geleges von 62 mm kopulieren wollte; dabei waren die Tiere 4 Monate und 11 Tage alt und hatten etwa 7 Häutungen vollzogen. Von 19 Weibchen im Alter von 4—5 Monaten trugen 5 Tiere Spermatophoren von Männchen des gleichen Alters. Diese isoliert gehaltenen Tiere kamen alle zur Ablage; die Eier entwickelten sich normal, und die ausgeschlüpften Jungen waren nach 4 Monaten wieder geschlechtsreif. Daneben besass Andrews in seiner Zucht auch Tiere, die erst nach zwei Jahren zur Eiablage kamen. Er lässt die Frage offen, ob besonders gute Bedingungen seiner künstlichen Zuchten zu einer Frühreife geführt hätten.

Die Frage, ob ein Krebsmännchen mehrere Weibchen begattet, wurde von Carbonnier (1869) und Dröscher (1906) dahin beantwortet, dass zwei aufeinanderfolgende Kopulationen wohl möglich seien. Schillinger zeigte auf Grund der Auszählungen eines gross angelegten Versuches im Winter 1892/93, dass 102 Männchen 269 Weibchen begattet hatten. Drouin de Bouville (1905) und Voelkel (1919) konnten durch genaue Kontrollen nachweisen, dass ein und dasselbe Krebsmännchen innerhalb derselben Geschlechtsperiode mehrere Weibchen begatten kann. Ich schliesse der Tabelle über die Beobachtungen dieser Autoren eine eigene Beobachtung an (Tab. 1).

Nach den Angaben von Drouin de Bouville (1905) sollen während der Begattung zwischen Männchen und Weibchen gleicher Grösse erbitterte Kämpfe stattfinden. Interessant sind die Beobachtungen von Voelkel (1919), dass einzeln in Aquarien gehaltene Männchen immer wieder versuchten, durch die Glaswände hindurch zu den in benachbarten Behältern gehaltenen Weibchen zu gelangen.

Ich habe während der Paarungszeit im Spätherbst des Jahres 1937 die nächtlichen Wanderungen der Krebse beiderlei Geschlechtes von einem Bassin ins andere registriert, jedoch keinerlei Gesetzmässigkeit festgestellt, die auf ein Aufsuchen des anderen Geschlechtstieres hätte schliessen lassen.

Für den Zeitpunkt der Eiablage spielen sowohl die geographische Lage, als auch Standortsbedingungen wie Witterung und Nahrungsauswahl eine grosse Rolle. Ich wundere mich deshalb nicht, dass die übermittelten Angaben über eine Breite von drei Monaten von

TABELLE 1.

Autor	Beobachtungsjahr	Nr. des ♂	Daten der Begattung				
DROUIN . .	1902	1	25.X	26.X	27.X	1.XI	
		2	26.X	3.XI			
		3	2.XI	3.XI	24.I		
DROUIN . .	1903	1	22.XI				
		2	5.XI 19.XI	8.XI 25.XI	10.XI 29.XI	11.XI	18.XI
		3	14.XI	24.XI	25.XI	28.XI	2.XII
VOELKEL . .	1918	1	13.XI	16.XI	17.XI	20.XI	24.XI
BIEBER . . .	1937	1	12.XII	14.XII	20.XII	24.XII	

Ende Oktober bis Mitte Januar zerstreut liegen. Ich habe in meinen Bassins Ablagen von Weibchen der Art *Astacus fluviatilis* zwischen Anfang Dezember und Mitte Januar registriert. Die Weibchen der Arten *Astacus pallipes* und *torrentium* legen bereits im Oktober ab (LEREBOULLET, HUXLEY, ZEHNDER, BIEBER).

Als Zeitdauer, die zwischen Kopulation und Eiablage verstreicht, hat die Angabe von CHANTRAN (1870) mit 2—45 Tagen in der Literatur überall Eingang gefunden. Gelegentliche Beobachtungen der Autoren lagen innerhalb dieser Grenzen. Einzig VOELKEL (1919) übermittelt in seiner Dissertation eine Uebersicht eigener Beobachtungen und solcher von DROUIN DE BOUVILLE (1905 *b*). Tabelle 2 (nach VOELKEL).

Ich habe selbst nur vereinzelte Ablagen beobachten können, für die mir das Intervall Kopulation—Eiablage bekannt war. Diese hielten sich innerhalb der von CHANTRAN angegebenen Grenzen.

Der Verlauf der Eiablage in den von Sekret erfüllten Brutraum ist von CHANTRAN (1872) und einigen andern Autoren übereinstimmend beschrieben worden.

Der Ursprung des den Brutraum erfüllenden Sekretes ist jedoch nicht sicher bekannt; es stehen sich zwei Ansichten gegenüber, von denen später (S. 410) noch die Rede ist.

Tabelle 2.

Anzahl der Tage nach der Kopulation	Anzahl der ablegenden Weibchen				
	1902	1903	1913	1918	Total
1— 5 Tage	3	2	1	2	8
6—10 ,, ...	3	3	2	2	10
11—15 ,, ...	1	–	5	–	6
16—20 ,, ...	–	2	3	–	5
21—25 ,, ...	–	1	2	–	3
26—30 ,, ...	–	1	5	–	6
31—35 ,, ...	1	1	0	0	2
36—40 ,, ...	–	–	–	–	–
41—45 ,, ...	–	–	2	1	3
46—50 ,, ...	–	1	1	–	2
Total der Ablagen .	8	11	21	5	45

Unter normalen Bedingungen kommen die Krebsweibchen nach der Geschlechtsreife wohl jedes Jahr zur Ablage. Steffenberg (1872) teilt jedoch mit, dass infolge der ungenügenden Futterbedingungen geschlechtsreife Krebsweibchen in schwedischen Gewässern nur jedes zweite Jahr zur Ablage kommen. Diese Mitteilung steht in Uebereinstimmung mit den Untersuchungsresultaten von Schiemenz (1892), wonach in Seen mit guten Futter- und Lebensbedingungen die Zahl der eiertragenden Weibchen meist erheblich über 50%, in Seen mit schlechteren Verhältnissen dagegen unter 50% aller geschlechtsreifen Weibchen beträgt.

Ich habe selbst ein Weibchen von *Astacus torrentium* gehalten, das nach der im Winter 1936/37 erfolgten Eiablage, im September 1937, kurze Zeit nach der Häutung, seziert wurde und dabei ein Ovarium in einem Entwicklungszustand aufwies, der eine Eiablage im Winter 1937/38 zum vorneherein ausschloss. Dass aus dem Auftreten der milchigen Flecken am Abdomen und in den Pleopoden, welche nach Braun (1875) die durchscheinenden Abdominaldrüsen sein sollen, auf reifende Eier in den Ovarien der Krebsweibchen geschlossen werden kann, ist schon Lereboullet (1852, 1853, 1860, 1862) bekannt gewesen.

Einzelne Autoren nahmen eine Befruchtung im Ovidukt an, sei es als Folge einer innern Kopulation (Lampert ? 1910, Schikora 1916) oder infolge der frühzeitig im Ovidukt vor sich gehenden

Bildung einer derben Eihülle (Huxley 1881, Schikora 1916); die Mehrzahl der Beobachter glaubt jedoch, dass sie im Brutraum unter dem Abdomen stattfinde, nachdem die Spermatophoren durch den sezernierten „Laichschleim" aufgelöst und die Spermatozoen freigeworden sind (Chantran 1872, Dröscher 1906, Pesta 1926, Zehnder 1935). Das Eindringen des Samens soll nach einer Explosion der Schwanzkapsel der Spermatozoe zustande kommen, die durch Aenderung des osmotischen Druckes ausgelöst wird (Fasten 1917). Nach Koltzoff (1906) wird dabei der Kopf des Spermiums samt dem Kern durch Rückstoss ins Ei getrieben, was zur Voraussetzung hat, dass das Spermium durch die starren Fortsätze so auf dem Ei gehalten wird, dass der Kopf nach innen, die Schwanzkapsel aber nach aussen orientiert sind.

KAPITEL II

DAS EIGELEGE.

1. Aufhängung, Grösse, Zahl und Farbe der Eier.

a) *Eiaufhängung.*

Der Mechanismus der Eiaufhängung unter dem Abdomen des Krebsweibchens ist von Latreille (Buffon, an XI), Leach 1823, Audouin 1824 angedeutet und seit Rathke (1829) mit einer einzigen Ausnahme übereinstimmend beschrieben worden:

Im Sekret des Brutraumes bildet sich um das mit einer feinen Haut umgebene Ei eine gallertige Hülle, die nach und nach erhärtet und an den Haaren der abdominalen Sternite und der Pleopoden angeklebt wird, wobei sie sich infolge der Schwere der Eier zu einem Bändchen auszieht.

Ich habe selbst Eier kurz nach der Ablage beobachtet, die beim Herausholen aus dem Sekret der Brutkammer linsenförmige Gestalt annahmen und von einer dünnen Membran umschlossen waren. Ich habe Eier untersucht, die vermutlich mehrere Stunden im Sekret gelegen hatten und an ihrer Hülle gallertartige Anlagerungen festgestellt, und ich habe später, wie Zehnder (Taf. IX, Fig. 20), welche gesehen, die in einer losen Hülle drin lagen.

Nun behauptet aber Schikora (1916), der die Abdominaldrüsen nicht gefunden hat, eine schleimartige Substanz, die aus den Ovidukten austrete, spanne über den Brutraum zwei Häute, die ihn nach aussen abschliessen. Die Eier würden bereits beim Durchgang durch die Ovidukte von einer schlauchartigen Hülle umgeben, deren Ende sofort nach dem Austritt des Eies aus der Eileitermündung kollabiere und an den Haaren des Abdomens kleben bleibe. Als Beweis dafür, dass die Schleimdrüsen, die den Eischlauch sezernieren unter der Sternaldecke liegen, führt er die Beobachtung an, dass Krebse, die in jener Körpergegend vom

Pestpilz *Aphanomyces magnusi* durchwuchert sind, den Laichschleim vor der Laichzeit in Mengen aus den Genitalporen austreten liessen.

Schikora schliesst im Uebrigen aus der Unmöglichkeit, dass ein Spermatozoon die im Eileiter erworbene Hülle durchbohren könne, auf innere Kopulation. Wenn diese Behauptung in der Reihe der Mitteilungen der Autoren auch isoliert steht, so verdient sie doch unsere Aufmerksamkeit wegen der Beobachtung einer Sekretion von Laichschleim in den Ovidukten, auf deren Bedeutung ich im nächsten grössern Abschnitt dieses Kapitels zurückkommen werde (S. 410).

b) *Grösse.*

Ich habe zahlreiche Eier von *Astacus fluviatilis* kurz nach der Ablage gemessen und incl. Hüllen einen durchschnittlichen Durchmesser von 2,5—2,8 mm gefunden. Im Verlaufe der Entwicklung nehmen die Eier an Grösse zu bis zu einem Durchmesser von maximal 3,4 mm unmittelbar vor dem Schlüpfen. Der Durchmesser der Eier von *Astacus pallipes* vergrössert sich von einer untern Grenze von 2,3 mm zu Beginn der Embryonalentwicklung bis zu etwa 2,8 mm in der Hälfte der Entwicklungszeit.

Zehnder übermittelt Anfangswerte für *Ast. fluviatilis* von 2,7—2,9 mm und für *Ast. torrentium* von 2,2—2,5 mm. Er glaubt, dass die individuellen Grössenunterschiede auf Differenzen in der Länge und im Alter der Muttertiere zurückzuführen seien.

Ich hatte jedoch in einer Zucht des Jahres 1937 Eier von zwei genau gleich grossen Krebsweibchen gemessen, die einen mit 2,6 mm und die andern mit 2,9 mm Durchmesser (1. Juli 1937, bei gleicher Entwicklung). Diese Grössendifferenz, die von blossem Auge sicher erkennbar war, hielt während der ganzen zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung an.

Wie aus meinen zuerst angegebenen Zahlen abgelesen werden kann, nimmt das Eivolumen im Verlaufe der Entwicklung zu. Eine beträchtliche Vergrösserung fällt in die postnaupliale Entwicklungsphase (Rathke 1829, Zehnder 1935).

c) *Zahl.*

Die Angaben über die Anzahl der abgelegten Eier unterliegen beträchtlichen Schwankungen, die nicht allein durch die Unter-

schiede im Alter und in der Grösse der Krebsweibchen bedingt, sondern dadurch wesentlich gesteigert sind, dass sie wohl in den wenigsten Fällen frische Gelege betreffen. Ausserdem ist aber die Eianzahl eine Funktion der äussern Lebensbedingungen; denn es kann, wie bereits erwähnt, die Ablage unter ungünstigen äussern Bedingungen ganz unterbleiben.

Die aus der Literatur zu entnehmenden Werte über die Eianzahl einer Ablage schwanken zwischen einigen wenigen bis zu 340 Stück, bei einem wahrscheinlichen Durchschnitt von etwa 120 Stück. Im Uebrigen verweise ich auf das Zahlenmaterial, das Dröscher (1906) zusammengetragen hat.

d) *Farbe.*

Die Farbe der Eier unterliegt ebenso, wie die Anzahl den verschiedensten Einflüssen. Reichenbach (1886) und Zehnder (1935) nehmen dabei eine Abhängigkeit von den Farbstoffen der Muttertiere an. Auffällig ist jedenfalls die starke Farbänderung in den ersten Tagen nach der Ablage, die, wie ich aus direkten Beobachtungen am lebenden Ei und an mikroskopischen Schnitten sehen konnte, auf eine Umlagerung des Ooplasmas und auf eine Differenzierung des Deutoplasmas zurückzuführen sind, wie dies übereinstimmend auch von Zehnder festgestellt worden ist.

2. Eihäute und embryonale Hüllen.

Zehnder (1935) befasste sich eingehend mit den Fragen nach der Zahl, der Bildung und dem Schiksal der Eihüllen und stellte fest, dass eine Sichtung der von frühern Autoren gemachten Angaben auf Schwierigkeiten stösst, weil die Nomenklatur nicht einheitlich war. Er unternahm einen Ordnungsversuch auf Grund der Definitionen, die Korschelt und Heider (1902) über die Eihüllen gaben, wurde aber durch seine eigene, nicht vollständig richtige Auffassung zu falschen Zuordnungen verleitet.

Es ist aussichtslos, einen Ueberblick über die bisherigen Beobachtungen und Befunde gewinnen zu wollen, wenn für die Klassierung Namen gewählt werden, die wie im Falle der Eihüllen schon für genetisch verschiedene Häute gebraucht wurden.

Ich benütze deshalb als Grundlagen meiner Uebersicht die von mir erweiterten Definitionen von KORSCHELT und HEIDER (1936) und nenne:

Primäre Eihüllen solche Hüllen, die von der Eizelle selbst gebildet werden.

Sekundäre Eihüllen solche, die im Ovarium von den Follikelzellen ausgeschieden worden sind. Sie besitzen oft eine *Mikropyle*, durch die das befruchtende Spermatozoon ins Innere gelangen kann.

Tertiäre Eihüllen, Bildungen des Oviduktes oder in diesen einmündender Drüsen.

Quartäre Eihüllen solche Hüllen, die von keinem der genannten Organe, sondern z.B. von Drüsen gebildet werden, die nicht mehr zum Geschlechtsapparat gehören (Abdominaldrüsen).

Ich verzichte darauf, meine Bearbeitung der Literatur ausführlich wiederzugeben; ihre Ergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Wo sich die Beobachtungen nicht auf *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. beziehen, ist dies mit Angabe des untersuchten Objektes besonders erwähnt.

Ich habe die verschiedenen Hüllen nicht nach ihrer Nummer, sondern nach ihrer zeitlichen Entstehung angeordnet und ausserdem in einer weitern Kolonne die Blastodermhaut eingeführt, von der später (S. 415) noch die Rede sein wird.

Eine Klarstellung der Fragen nach der Anzahl der Eihüllen wurde mir vor allem deshalb möglich, weil ich nach anfänglichen Studien einzelner Abschnitte der Hüllenbildung, die mir in ihrem beschränkten Entwicklungsverlauf ebenso wenig Einsicht brachten, wie meinen Vorgängern, ausgerüstet mit zahlreichen Einzelbeobachtungen, Präparaten und Schnitten an das Problem als Ganzes herantreten konnte.

Am 16. Januar 1936 hatte ich beobachtet, dass Eier, die aus der Gallerte des „Brutraumes" entnommen und daher erst vor kurzem abgelegt worden waren, eine zarte Hülle aufwiesen, die sich beim Anfassen des Eies mit der Pinzette leicht in feine Falten legte und dem Ei wohl ohne Zwischenraum, aber lose anlag. An dieser Hülle hatten sich bereits da und dort Schollen von Gallerte

Tabelle 3.

Autoren	Publikations-Jahr	Objekte	Sekundäre Eihüllen	Tertiäre Eihüllen	Primäre Eihüllen	Quartäre Eihüllen	Blastodermhaut
Rathke	1829		Dotterhaut 1	Lederhaut		äussere Eihaut	Dotterhaut 2
Erdl	1843	*Maja*	1. Eimembran ? 2. Eimembran	Membrane extérieure			
		Eupagurus				Hülle aus abdominalen Kittdrüsen	
Lereboullet	1862		(irrtümlich) Membrane viteline = coque = chorion		(irrtümlich) Pellicule homogène	Pellicule	Membrane viteline de seconde formation
van Beneden	1870		vrai chorion				
Beneden/Bessels	1870	Amphipodes Lernéens/Copépodes					1. Larvenhaut
P. Mayer	1877	*Eupagurus*	Chorion ?		Dotterhaut ?	Anheftmembran	Blastodermhaut
Huxley	1881		Dotterhaut	klebrige Masse = Kapsel			
Reichenbach	1886		Chorion			Anheftmembran	Blastodermhaut
Schillinger	1893					derbe Hülle	
Herrick	1911	*Homarus americanus*	Chorion		Rathkesche Dottermembran	Zementmembran	
Schikora	1916			Eischlauch			
Sollaud	1923	*Palaemon* *Leander*		Membrane cémentaire	Membrane viteline		
Manton	1928	*Hemimysis lamomae*	Chorion fehlt !		Dotterhaut		
Terao	1929	*Panulirus*		Chorion		Egg cement	embryonic exuvia
Krainska	1934	*Eupagurus prid.*		Membrane transparente			
Zehnder	1935				(irrtümlich) Dottermembran	Exochorion I	Blastodermhaut
Korschelt/Heider	1936		Chorion	Anheftmembran			
Bieber	1940		Chorion	Aufhängemembran	Befruchtungsmembran	Aufhängemembran	Naupliuscuticula

angelagert, die sich im Verlauf der nächsten Stunden zu einer Hülle ergänzten.

Am gleichen Tage konnte ich am Ei eines andern Geleges, das bereits am Abdomen des Mutterkrebses angeheftet war, im durchfallenden Lichte zwei Eihüllen beobachten, eine äussere, die in einen Stiel ausgezogen war und unter der Ansatzstelle dieses Stieles eine zweite, dem Ei dicht anliegende, aber an dieser Stelle eine Spur abgehobene Hülle.

Endlich kam kurz vor Weihnachten 1936 das schleimige Sekret des Brutraumes eines der Krebsweibchen nicht zur Erhärtung; die Eier, die durch nichts auf eine anormale Bildung oder Entwicklung schliessen liessen, blieben ohne äussere Hülle und ohne Stiel und wurden nicht an den Haaren der Pleopoden und der abdominalen Sternite angeheftet. Sie gingen in der Folge zu Grunde.

Mit diesen Beobachtungen schien mir der Nachweis erbracht, dass die Aufhängemembran eine tertiäre oder quartäre Bildung ist, jedenfalls aber erst nach der Eiablage im Sekret des Brutraumes angelegt wird. Ich hatte auch sicher festgestellt, dass das Ei, das den Ovidukt verlässt von einer Hülle umgeben ist, deren Herkunft ich weder nach Zeit noch nach Ort der Entstehung kannte.

Nun gelang es mir am 26. September, 13. Oktober, 30. Oktober 1937 und auch noch später, einzelne der heranreifenden Eier zu befreien. Es wurde die Ovarialwand sorgfältig abgetragen, dann die trichterförmigen, mehrkantig gepressten Follikel abgedeckelt und das Ei sorgfältig herausgeholt. An diesen Eiern war unter dem Binokular eine Hülle zu sehen, die mit der Pinzette gefasst und etwas abgehoben, in einigen wenigen Fällen sogar ohne Verletzung des Eies vollständig abgeschält werden konnte. Diese Hülle musste, da sie innerhalb des Follikels lag, entweder von diesem gebildet, oder aber vom Ei selbst abgeschieden worden sein. Die Beobachtungen zahlreicher Autoren berechtigen uns zur Annahme, dass nur die Befruchtungsmembranen primäre Hüllen sind und das Ei innerhalb des Follikels keine eigene Hülle bildet. Dabei dürfen wir in diesem Zusammenhang die in Bezug auf ihre genetische Herleitung unsichern Zwischenformen unberücksichtigt lassen.

Da nun das Krebsei sicher nicht vor dem Follikelsprung im Ovarium, sondern frühestens im Ovidukt, wahrscheinlich aber erst in

der abdominalen „Brutkammer“ befruchtet wird (Chantran 1872, Dröscher 1906, Pesta 1926, Krumbach-Kükenthal 1926/27, Zehnder 1935) muss die Bildung der Befruchtungsmembran (Binford 1913, Untersuchungen an *Menippe*) zeitlich nach der Entstehung einer ovarialen Hülle erfolgen. Da wir ausserdem eine doppelte Hüllenbildung durch ein und dasselbe Organ ausschliessen dürfen, muss die im Follikel gebildete Hülle sekundärer

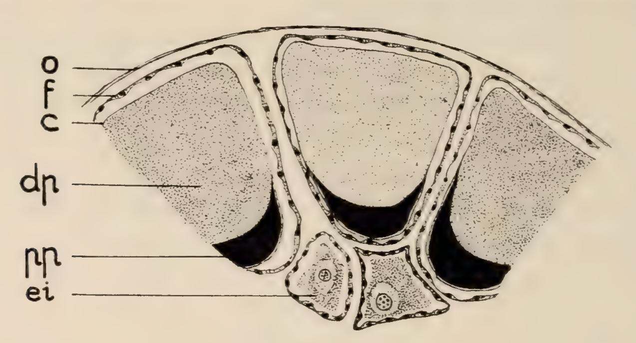


Fig. 1.

Schnitt durch ein Ovarium, ungefähr 20 Tage nach der Eiablage. *o* = Wand des Ovariums, *f* = Follikel, *c* = Chorion, *dp* = Deutoplasma, *pp* = Protoplasma, *ei* = Anlagen des nächstjährigen Geleges. Auf die Kernverhältnisse der grossen Eizellen wurde keine Rücksicht genommen.

Natur sein. Sie ist „un vrai chorion“ (v. Beneden 1870). Fig. 1.

Diese Hülle muss eine Mikropyle besitzen, die auch Zehnder (1935, S. 293) gesehen und beschrieben hat. Umso eigentümlicher mutet mich seine Wahl für den Namen dieser Hülle an (Dottermembran), der gar nicht in das von ihm aufgestellte Schema passt.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen am frischen Material fand ich auf mikroskopischen Schnitten durch Eier früher Entwicklungsstadien bereits drei einander dicht anliegende Hüllen. Die äusserste war als Aufhängemembran leicht zu deuten, die nächst-innere musste das Chorion und die innerste konnte nur eine Befruchtungsmembran sein, wie sie auch von Binford an *Menippe* gefunden worden war (Fig. 2 u. 4).

Fig. 2 B ist ein Detailbild des in Fig. 2A wiedergegebenen Stadiums. In diesen frühen Stadien, in denen die Eihüllen vom furchen-

den Ei prall erfüllt sind, ist die Befruchtungsmembran nicht vom Chorion zu unterscheiden. Erst nachdem die Furchungskerne die Eioberfläche erreicht und sich dort geteilt haben, heben sich die drei dicht aneinanderliegenden Hüllen vom Blastoderm des ge-

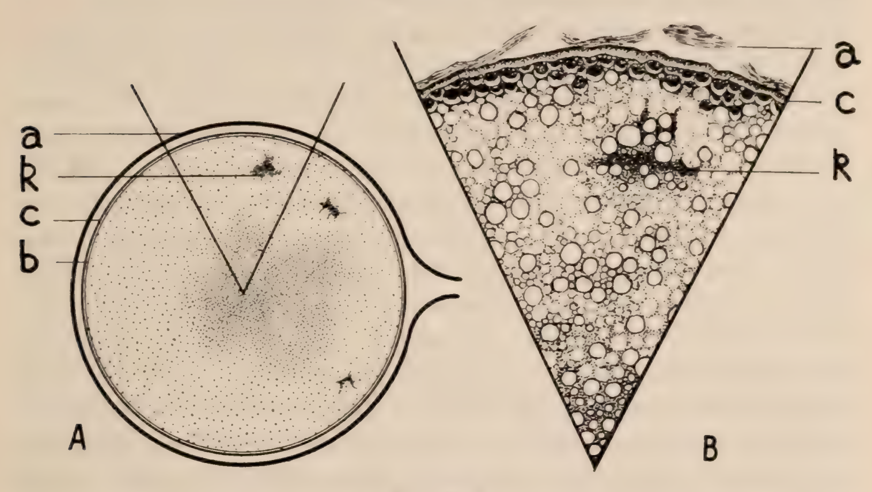


Fig. 2 A.

Querschnitt durch ein Ei in Furchung. Ca. 32-Kernstadium. Schema. Die Punktierung gibt die Verteilung des Protoplasmas wieder. Drei Eihüllen: *a* = Aufhängemembran, *c* = Chorion, *b* = Befruchtungsmembran. *k* = Furchungskern. Das V-förmig ausgeschnittene Gebiet ist in Fig. 2 B vergrössert wiedergegeben.

Fig. 2 B.

Detail aus Fig. 2 A. Die Befruchtungsmembran liegt dem Dotter eng an, sie ist nicht zu erkennen. In den Randpartien hat der Dotterumbau begonnen. Die halbmondförmigen Restkörper sind mit der konvexen Seite gegen den Eimittelpunkt orientiert. (Gegensatz zur Darstellung Zehnders.)

furchten Eies, das eine starke Volumenverminderung vollzieht, ab. Fig. 4 B gibt ein Detailbild aus einem Querschnitt durch ein Ei in vorgerücktem Entwicklungsstadium. Neben weitern, sind die drei äussersten, eng aneinander gelegten Hüllen sowohl als scheinbare Einheit, wie auch an der Risstelle einzeln erkennbar.

Somit ist das Ei von *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. nach der Befestigung am Muttertier, im Gegensatz zu Zehnders Behauptung (1935, S. 298) immer von drei Hüllen umgeben. Es sind dies von innen nach aussen: die *primäre Befruchtungsmembran*, das *se-*

kundäre Chorion und die *tertiäre oder quartäre Aufhängemembran.*

Diese Hüllenzahl fand ich auch bei gelegentlichen Beobachtungen an lebenden Eiern und Betrachtungen von Schnittpräparaten von *Astacus torrentium* Schrank und *Astacus pallipes* Ler.

Vergleichen wir diesen Befund mit der Tabelle 3, die uns Literaturzitate übersichtlich und nach einheitlichen Gesichtspunkten geordnet geben soll, dann müssen wir feststellen, dass die Beobachtungen der Autoren gut in mein Schema eingeordnet werden können.

Was die Deutung der frühern Befunde verunmöglichte, war die mangelnde Erkenntnis, dass die äusserste Hülle des Eies aus drei getrennten Häuten besteht, sodass Befunde, die zu verschiedenen Zeiten der Embryonalentwicklung, vor allem in deren ersten Phasen möglich gewesen, scheinbar widersprechend waren.

Während die Genese der beiden innersten Hüllen als primärer bezw. sekundärer Herkunft klargestellt ist, vermag ich die Aufhängemembran mit Bezug auf den Ort ihrer Entstehung nicht mit Sicherheit einzuordnen. Der geteilten Meinung der Autoren entsprechend habe ich sie in zwei Kolonnen meiner Tabelle 3 eingeordnet; dabei geht die Diskussion um die Lage der den Schleim des „Brutraumes" sezernierenden Drüsen weiter. Die einen glauben an Ausscheidungen der Oviduktwandungen oder an Sekrete von Drüsen, die in den Ovidukt münden (Schikora 1916, Terao 1929, Sollaud 1923 und Krainska 1934, was die Sekretion an sich anbetrifft auch Rathke 1829 und Huxley 1881), die andern an die Existenz von abdominalen Kitt- oder Schleimdrüsen (Erdl 1843, Lereboullet 1860, Chantran 1872, Braun 1877, P. Mayer 1877, Schillinger 1893, Herrick 1911 und Zehnder 1935).

Die ausführlichen Studien Brauns geben den in der zweiten Gruppe repräsentierten Meinungen ein Uebergewicht.

Die Krebsweibchen, die ich mir vom Herbst 1937 an zum Studium dieser Probleme hielt, kamen nicht zur Eiablage, obwohl die Ovarien mit reifen Eiern prall gefüllt, Spermatophoren an den Basen der drei letzten Pereiopodenpaare angeheftet und die Abdominaldrüsen voll entwickelt waren.

Am 14. Januar 1938 konnte ich in einer der Kammern des Bassins in der Z.A.B. ein Krebsweibchen bei der Eiablage beobachten. Es hatte seit seiner Fütterung mit Fischfiletstückchen

vor drei Tagen, bei meinen Kontrollen immer in einem umgelegten Blumentopf gelegen, den Kopf und die eingewinkelten Scheren am Rand der Tonkachel. Nun lag es auf dem Rücken, den Kopf im Topf versteckt, hatte das Abdomen eingeschlagen und legte Eier ab. An den Rändern des „Brutraumes" hingen weissliche, fetzenartige Segel von halb gallertiger, halb fester Konsistenz. Der Brutraum selbst war erfüllt von einer klaren und dünnflüssigen Masse und die 30—40 abgelegten Eier waren bereits an den Pleopoden befestigt. Eine Kontrolle nach 5/4 Stunden zeigte die gleiche Situation. Als der Krebs aber zu lange mit einem starken Licht beleuchtet wurde, drehte er sich langsam auf die Beine; stellte ich aber das Licht weg, dann drehte er sich wieder auf den Rücken. In dieser Lage bewegte er schwach die Pereiopoden und führte mit den Pleopoden vereinzelte und langsame Pendelbewegungen aus. Meine nächsten Beobachtungen waren erst wieder nach 24 Stunden möglich. Das Tier lag in gewohnter Stellung in der Tonschale, sein Brutraum wies aber mehr Sekret und seine Pleopoden mehr Eier auf, als bei der ersten Beobachtung. Das Weibchen schien demnach durch meine Kontrollen nicht wesentlich gestört worden zu sein. Nach diesen vereinzelten Beobachtungen kann immerhin die Vermutung geäussert werden, dass noch *während der Eiablage Sekret abgeschieden wird* und vielleicht am ganzen Vorgang zwei verschiedene Sekrete beteiligt sein könnten.

Am 29. Januar 1938 fand ich eines der Krebsweibchen, die ihre Eier immer noch nicht abgelegt hatten in der Mitte seines Bassins auf dem Rücken liegend und nur schwach zappelnd. Nach einer längern Chloroformnarkose wurde es seziert. Sein Herz schlug kräftig und regelmässig und das Ovarium schien sich in ausgezeichnetem Zustand zu befinden. Es war mit dunkelbraunen Eiern prall gefüllt, auf denen aber der weissliche Fleck, den ich bei frühern Sektionen auf Ovarialeiern immer fand, nicht mehr zu sehen war. Nach der Freilegung der Follikel in situ fand ich im einen Vorder- und im Hinterlappen je zwei einzelne Eier, deren Inneres hellbraun verfärbt, grösser als die umliegenden Eier und mit einem hellen Flüssigkeitshof umgeben waren. Das Ovarium reichte mit seinem hintern Lappen bis ins erste Abdominalsegment und enthielt zahlreiche gelbe Körper und weisse Zellen, die vor allem in den Lappenenden gehäuft zwischen den Eiern lagen.

Beim Herauspräparieren des Ovars fand ich im einen Ovidukt zwei Eier, die während der Präparation dorthin gelangt sein konnten, vielleicht aber schon vorher in den Eileiter eingetreten waren. Hatte sich das Weibchen, als es sich auf den Rücken legte, gar nicht zum Sterben, sondern zur Eiablage bereitgemacht ?

Diese Vermutung wurde verstärkt, als ich im Gebiet der Abdominaldrüsen kleine Mengen von Schleim fand. Alle Anhänge der Abdominalsegmente glitzerten schleimig, und in der Kante von Abdomen und Thorax war eine kleine Schleimanhäufung mit den Spermatophoren in Berührung gekommen und hatte diese aufgeweicht. Als ich mit einer Nadel die Hautfalte, die die Mündung des Oviduktes verschliesst, beiseite schob, schien mir die terminale Wandung des Eileiters schleimüberzogen, ohne dass ich aber eine eigentliche Sekretion hätte wahrnehmen können.

Es drängt sich mir die Frage auf, ob am Ende doch im Eileiter eine Sekretion stattfindet, die den Autoren, welche die Aufhängemembran zu den tertiären Hüllen einreihten, bekannt war. Meine Beobachtung würde die Vermutungen von Gravier (1931) stützen. Zweifellos bestehen zwischen dem Heranreifen des Ovars und der Entwicklung der Abdominaldrüsen zur Sekretionsfähigkeit Beziehungen, wie dies auch Zehnder vermutete; jedoch möchte ich seine Beobachtung, dass das unreife Weibchen nicht begattet wurde (S. 285) mit Vorsicht aufnehmen, weil auch Beobachtungen gemacht worden sind, dass Decapodenmännchen während der Geschlechtsperiode reife Männchen und Weibchen ihrer eigenen Spezies nicht unterscheiden konnten (Chidester 1908 an *Camb. bartonius bartoni*).

Wenn die Frage nach der Genese der Aufhängemembran auch noch offen bleiben muss und ich diese Hülle in meiner Tabelle 3, um das Ausstehen eines Entscheiden anzudeuten, sowohl in der Kolonne der tertiären, als auch in der der quartären Hüllen eintrage, ändert sich dadurch die Anzahl der Ei- und Embryonalhüllen und die Reihenfolge ihrer Entstehung nicht.

Ich habe schon wiederholt von den drei Hüllen des Krebseies gesprochen und muss nun diese Aussage, die lediglich einen auffälligen Eindruck wiedergibt, den ich bei der Durchmusterung von Schnittpräparaten stets erhalten habe, dahin präzisieren, dass es im Verlaufe der weitern Entwicklung des Krebseies noch zur Bildung von zwei weitern Hüllen kommt. Die

drei ersten Hüllen dürfen nicht nur deswegen zusammengefasst werden, weil sie zuerst und beinahe unmittelbar nach der Eiablage vorhanden sind, sondern auch, weil sie sich sehr frühzeitig im Ablauf der extraovarialen Eientwicklung dicht aneinanderlegen und den Eindruck einer festen Einheit machen (Fig. 4 B). Diesem suggestiven Eindruck sind primär zahlreiche Autoren erlegen, wenn sie auch sekundär mit Rücksicht auf die Ausbildung eines Stieles, an welchem die Eier am Muttertier befestigt werden, eine Aufhängemembran einführen mussten.

Haben sich die an der Eioberfläche auftauchenden Furchungskerne zum Blastoderm differenziert, dann scheiden sie eine feine Schicht ab, die Blastodermhaut (v. Beneden und Bessels 1870, P. Mayer 1877, Reichenbach 1886, Zehnder 1935, wahrscheinlich auch Rathke 1829 und Lereboullet 1862).

Diese Blastodermhaut müsste in Schnitten von dem Augenblick an festzustellen sein, wo die Abplattung des Eies beginnt und sich die Blastosphaere (Reichenbach 1886, S. 5) von den drei Eihüllen zurückzieht. Ich habe sie mit Sicherheit auf Schnitten durch ein Ei im Stadium 6-7 (Stadieneinteilung nach Zehnder, 1935, S. 349/50) feststellen können. Dass sie nicht verschwindet, beweisen mir Schnitte durch das Stadium 8. Beginnt der Embryo ins Naupliusstadium einzutreten (Stadium 8-9, fixiert am 17. April 1937 nach Bouin-Duboscq), so liegt die Blastodermhaut ihm und dem grossen Dotterrest noch immer an.

Bemerkenswert ist, dass in diesen Schnitten der Zentralkörper des Dotters (Reichenbach, Zehnder) etwas vom Eizentrum abgerückt aufzufinden ist (Fig. 3 A u. 3 B). Ueber seine Funktionen weiss man noch nichts, jedenfalls aber ist es das erste Mal, dass er in einem derart vorgerückten Entwicklungsstadium aufgefunden wurde.

Während der Naupliusphase hebt sich die Blastodermhaut vom Embryo ab, wobei ich in Schnitten durch Stadien, die ich am 21. April 1937 (nach Orth) fixiert hatte, unter der abgehobenen Blastodermhaut eine feine praelarvale Cuticula entdecken konnte. Dieses Bild begegnete mir auf allen Schnitten der folgenden Stadien 9—14, d.h. bis unmittelbar vor dem Schlüpfen (Fig. 4 A u. 4 B). Die geprüften Stadien waren in den Jahren 1927, 1929 und 1932—37 in den verschiedenartigsten Gemischen fixiert worden. Bei der Betrachtung von Schnitten älterer Entwicklungs-

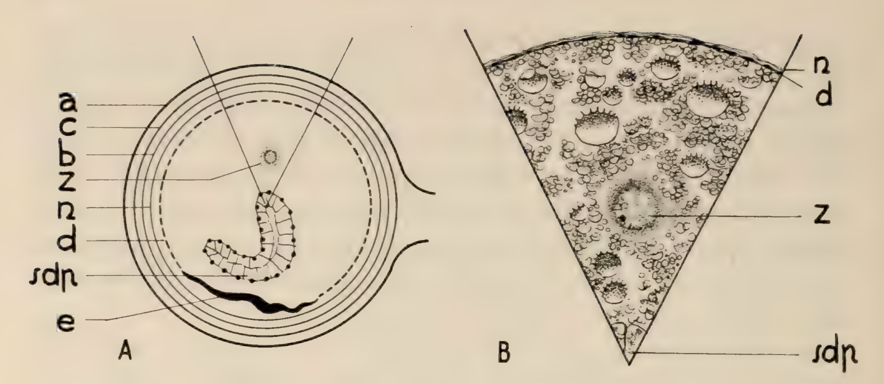


Fig. 3.

a = Aufhängemembran *b* = Befruchtungsmembran *c* = Chorion
d = Blastoderm *e* = Embryonalanlage *n* = Naupliuscuticula
sdp = sekundäre Dotterpyramiden *z* = Zentralkörper

Fig. 3 A.

Querschnitt durch einen Embryo in einem auf das Naupliusstadium folgenden Entwicklungszustand. Zum ersten Mal konnte hier der Zentralkörper des Dotters noch nachgewiesen werden. Vom Blastoderm abgelöst, ist die Naupliuscuticula zu erkennen. Schema.

Fig. 3 B.

Ausschnitt aus Fig. 3 A mit dem etwas exzentrisch gelagerten Zentralkörper des Dotters. Bemerkenswert ist in diesem Stadium das Aussehen der Dotterkugeln. Die drei äussersten Hüllen sind mit Rücksicht auf die Fixierung des Eies abgeschält.

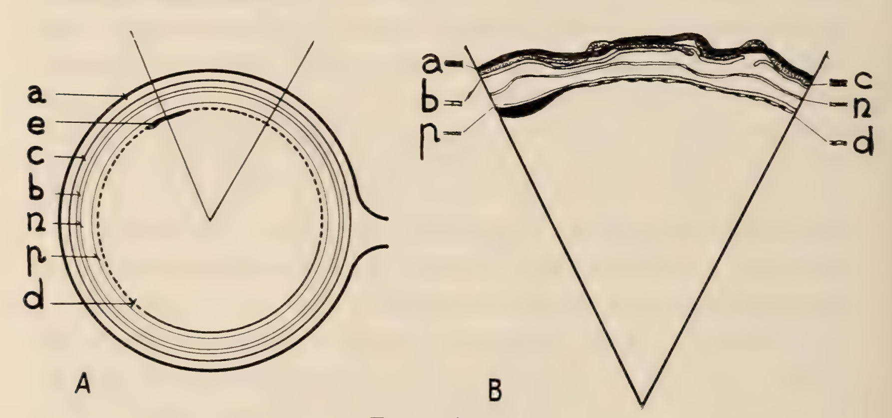


Fig. 4 A.

Querschnitt durch ein Ei mit ausgebildetem Embryo kurz vor dem Schlüpfen. Der Embryo ist nun auch von der praelarvalen Cuticula umgeben, die er im Augenblick des Schlüpfens abstreift. Die Larvencuticula, die sich in den letzten Tagen der Embryonalperiode bildet, ist nicht eingezeichnet.

Fig. 4 B.

Detailbild zu Fig. 4 A. Der Embryo mit seinen fünf Hüllen. *a* = Aufhängemembran, *b* = Befruchtungsmembran, *c* = Chorion, *d* = Blastoderm, *e* = Embryonalanlage, *n* = Naupliuscuticula, *p* = praelarvale Cuticula.

phasen ist mir stets aufgefallen, dass die als Neuerwerbung des Nauplinsstadiums beschriebene praelarvale Cuticula gegen Ende der Embryonalentwicklung dem Embryo wegen der bevorstehenden Häutung, die gleichzeitig mit dem Schlüpfen vor sich geht, nur noch lose anliegt. Sie wird meist durch die Fixierung stark abgehoben. Ueber dem embryonalen Gewebe hat sich unter der abgehobenen Cuticula bereits die Larvencuticula gebildet.

Damit habe ich feststellen können, dass die Blastodermhaut, die vermutlich schon von RATHKE (1829) und LEREBOULLET (1862), sicher aber von VAN BENEDEN und BESSELS (1870), P. MAYER (1877), REICHENBACH (1886) und ZEHNDER (1935) gesehen worden ist, während der ersten Periode der Embryonalentwicklung bis zum Naupliusstadium persistiert, um dann als Naupliuscuticula (im Sinne REICHENBACHS, 1886) abgestossen zu werden. Von diesem Stadium weg umgibt sie das Ei als vierte Hülle, während dieses eine neue Cuticula ausgebildet hat, die im Moment des Ausschlüpfens mit den vier andern Hüllen abgestossen wird. Damit ist aber auch erklärt, warum ich den schlüpfenden Embryo ausser aus der dreifachen „Eischale" noch aus zwei weitern Hüllen befreien musste.

Halten wir zusammenfassend fest, dass der Embryo von *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. unmittelbar vor dem Ausschlüpfen von fünf Hüllen umgeben ist: den schon früher beschriebenen drei eigentlichen Eihüllen, der Naupliuscuticula und einer praelarvalen Cuticula. Von dieser letztgenannten Cuticula wird dann in Kapitel III im Zusammenhang mit der Beschreibung der Befestigung der Larven am Muttertier noch die Rede sein.

3. KÜNSTLICHE ZUCHT.

„Die Eier des Krebses entwickeln sich nicht, wenn sie von den Abdominalfüssen losgerissen werden," schrieb DRÖSCHER (1906, S. 86), „sondern nur solange sie an diesen befestigt bleiben; daher ist eine künstliche Erbrütung..... unmöglich, oder doch nur insoweit möglich, als man die mit den Eiern besetzten Abdominalfüsse von den Krebsweibchen abschneidet und in fliessendem Wasser erbrütet."

Und bei Zehnder finde ich im Zusammenhang mit der Beschreibung der Befestigung der geschlüpften Larven an der Mutter die Bemerkung (1935, S. 378): „In der Tat scheinen die ausgeschlüpften Krebschen von dieser Verbindung mit dem Muttertier abhängig zu sein. Wird nämlich diese Bindung vorzeitig oder willkürlich gelöst, so fallen die Jungen zu Boden und sterben, isoliert vom Muttertier, schon nach 1—2 Tagen ab.“

Dass diese Angaben nicht ohne weiteres zutreffend sein konnten, zeigte mir schon die Tatsache, dass ich bereits im Winter 1933/34 Eier während Monaten in Gläsern hatte halten und sie unabhängig vom Muttertier zum Schlüpfen und die Larven sogar zum Häuten hatte bringen können.

Nach verschiedenen Versuchen gelang es mir, Eier schon vom Naupliusstadium weg zur Entwicklung zu bringen.

Einige der Aussenfaktoren, von denen das Gelingen der Aufzucht abhängt, sind: der Gesundheitszustand der Eier, die regelmässige und genügende Bewässerung und wahrscheinlich auch die Beleuchtung.

Im Verlaufe der Entwicklung treten vermutlich besondere Empfindlichkeitsphasen im Bezug auf gewisse Aussenfaktoren auf. Als Belege zu dieser Behauptung dienen die folgenden Beobachtungen: Im Januar 1938 hielt ich drei Weibchen, die kurz zuvor abgelegt hatten, in grossen Confituregläsern unter laufendem Wasser im Laboratorium. Die Eier befanden sich am 14. Januar in gutem Zustand in den ersten Entwicklungsstadien, während denen äusserlich nur das Verschwinden des weissen Keimflecks festzustellen ist. Die gesunden Eier zeigten nun in den folgenden Tagen eigentümliche Zerfallserscheinungen. Der Eiinhalt konzentrierte sich auf eine Halbkugel, auf deren aequatorialen Ebene der ehemalige Keimfleck in unregelmässigen gelblichen Schollen oder als gleichmässige Schicht zu sehen war. Der Dotter hatte sich bis zum 25. Januar in eine amorphe, violettbraune Masse umgewandelt, aus deren Innerem eine helle Flüssigkeitskugel durchzuschimmern schien. Dieser Zerfall verlief an den Eiern der drei getrennt gehaltenen Krebsweibchen parallel, trat jedoch am Gelege eines Krebses der gleichen Sendung, der im Bassin des Aquarienraumes gehalten wurde, nicht auf. Ich schloss daraus, dass äussere Faktoren an diesem Zerfall schuld sein müssten. Vielleicht hatte die intensive Belichtung, der die Gelege

in den Gläsern im Laboratorium ausgesetzt waren, einen besondern Einfluss.

Am 6. Mai 1937 hatte ich beim Sortieren von 150 Eiern aus drei Gelegen, deren Entwicklung bis zum Stadium 11 (Zehnder 1935) vorgeschritten war, aus dem klaren Aussehen des Embryo und aus der Fleckenlosigkeit des Dotters auf gesunde Eier geschlossen und diese von den übrigen, die ich als „zerfallen" oder „unsicher" bezeichnete, getrennt. Es war ziemlich genau die Hälfte aller Eier, von denen, mit einem Verlust von drei Eiern am 12. Juni, alle zur Entwicklung gelangten, von denen aber laufend Proben fixiert wurden, sodass nur noch wenige unmittelbar vor dem Schlüpfen fixiert werden konnten. Die andere Hälfte, die „Anormalen", ging mit Ausnahme von vier Eiern, die wohl bei den „Unsichern" falsch eingereiht worden waren, zu Grunde. Ich schloss daraus, dass mit dem Stadium 11 (vielleicht schon etwas früher) unter meinen Zuchtbedingungen eine k r i t i s c h e P h a s e überwunden war, weil Eier, die sich bis zu diesem Punkt normal entwickelt hatten, mit verschwindend wenig Ausnahmen zur vollen Entwicklung kamen. Ich hatte diese Beobachtungen, allerdings ohne mir Zahlen und Zeiten zu merken, auch schon bei frühern Zuchten gemacht.

Die Schlüpfperiode brachte jedes Mal ausserordentliche Verluste. Hier scheinen die äussern Bedingungen in meinen Versuchen von einem Optimum noch weit entfernt zu sein. Immerhin haben die Versuche, die Eier nicht in den Glasschalen liegen zu lassen, sondern sie aufzuhängen, aufschlussreiche Resultate gezeitigt. Ich werde im Zusammenhang mit dem Schlüpfen im Kapitel III näher auf sie eingehen.

Zur F ü t t e r u n g d e r J u n g t i e r e habe ich 1938 ausschliesslich Tubifex verwendet und habe bloss neue Würmer in die Schale gegeben, wenn die früher verabreichten gefressen, oder aber im Sandbelag des Zuchtgefässes sich eingegraben hatten. Ich glaube nicht, dass die Krebschen an den Myriophyllumpflänzchen in den Schalen gefressen haben, wenn sie sich in ihren Aesten auch gerne aufhielten.

Die Verluste an jungen Tieren, die durch kleine Tubifexe im Jahre 1937 verursacht worden waren, die den Weg in die Kiemenhöhlen der Krebse gefunden hatten, blieben, wohl wegen des Sandbelages der Zuchtschalen, in den sie sich eingraben konnten, aus.

KAPITEL III

POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG.

1. Schlüpfen, Dotterrest, Pigmentierung, Verhalten, Grösse.

Entsprechend der während dreier Monate möglichen Eiablage findet das Schlüpfen zwischen Ende Mai und Anfang August statt. Es scheinen dabei Eier, die im Dezember oder gar im Januar abgelegt werden, die Embryonalentwicklung in kürzerer Zeit zu durchlaufen, also solche, die im Herbst abgelegt werden und während der Wintermonate, bedingt durch die tiefe Temperatur des Milieus, nur wenig Fortschritte zeigen. Es ist innerhalb gewisser Grenzen die Entwicklungsgeschwindigkeit sicher eine Funktion der Temperatur des Milieus. Jedenfalls gelten die von Zehnder (1935, S. 390) angegebenen Daten nur für früh abgelegte Eier und deren Entwicklung, wie auch die Angabe von Wochenzahlen für das Alter verschiedener Entwicklungsstadien einen nur auf seine Zuchtbedingungen beschränkten Wert besitzt. Als Vergleichsmöglichkeit für den Entwicklungsablauf verschiedener Gelege kommen nur die von Reichenbach festgesetzten und von Zehnder erweiterten Stadien in Betracht, die durch ihre besondern Charakteristika leicht zu erkennen sind. Gegen Ende der Embryonalperiode wäre aber die Einführung von Zwischenstadien vorteilhaft; ich habe deshalb für meinen Gebrauch weitere Unterteilungen vorgenommen, von denen an anderer Stelle die Rede sein soll.

Ist die Embryonalentwicklung soweit vorgeschritten, dass die Scherenspitzen des ersten Gehbeinpaares zwischen den Augen liegen und sich der Kranz der Anlagen der Mitteldarmdrüse am Hinterrand des Dotters von einem goldgelben, durchsichtigen Aussehen zu einem weisslichgelben und opaken verändert hat, dann steht der Embryo unmittelbar vor dem Schlüpfen. Hängen die

Eier noch am Abdomen des Weibchens, dann fallen die Larven, nachdem sich die Hüllen durch einen dorsalen Querriss geöffnet haben, infolge ihres Gewichtes und mit Hilfe kleiner Pressungen, welche die dicht beieinanderhängenden Eier, besonders während der Bewegungen der Pleopoden, gegenseitig ausüben, heraus. Zugleich ist durch die Lage des Embryos, der bei normaler Entwicklung so im Ei orientiert ist, dass die Augen und damit die Scherenenden des ersten Beinpaares und das Telson unter dem Eistiel liegen, die praelarvale Häutung und die spätere Aufhängung gesichert, da der Embryo aus der Blastodermhaut und aus der praelarvalen Cuticula geradezu herausfällt. Blastodermhaut und praelarvale Cuticula werden dabei durch die einrollenden Ränder der drei äussern Eihüllen zerrissen und festgehalten. In der Folge wird die praelarvale Cuticula der Larve über das Abdomen, das zuletzt gehäutet wird, abgezogen und dabei umgestülpt (Fig. 5).



FIG. 5. Ventralansicht des Abdomens einer Larve von *Astacus fluviatilis* mit den Resten der umgestülpten praelarvalen Cuticula.

Die richtige Orientierung erhält die Eizelle unmittelbar vor oder gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Embryonalanlage. Die gefurchte Eizelle hat im Stadium der stärksten Volumenverminderung die Gestalt eines um die kleine Achse gedrehten Rotationsellipsoids und stellt sich innerhalb der Hüllen immer so ein, dass die Ebene ihrer grossen Radien horizontal steht. Bis zu einem, nicht näher bestimmbaren Zeitpunkt, ist in dieser Blastosphaere (im Sinne REICHENBACHS 1886) keine Polarität ausgebildet, sie kann durch Bewegungen des Eies zum Kippen um 180 Grad gebracht werden und bleibt in dieser neuen Stellung. Nach dem erwähnten Zeitpunkt aber gelingt dies nicht mehr; es stellt sich immer die gleiche Seite nach oben; auch wenn ein Kippen gelungen ist, erfolgt durch die geringste Erschütterung ein Zurückdrehen. Es hat in diesem Zeitpunkt wohl die in den folgenden Phasen deutlich wahrnehmbare, asymmetrische Volumenvergrösserung des Körpers bereits begonnen, sodass die Drehung als Folge der Exzentrizität des Schwerpunktes zustande kommt.

Eine Mithilfe des Muttertieres beim Schlüpfen durch Schlagen des Abdomens, wie es für Hummerweibchen beschrieben wird (KRUMBACH-KÜKENTHAL 1926/27), habe ich bei den wenigen Weibchen, die ich während des Schlüpfens ihrer Jungen beobachten konnte, nicht festgestellt; im Gegenteil schien es mir, als lägen die Muttertiere mit erhöhtem, an die Blumentopfwand gedrücktem Abdomen besonders ruhig.

Lagen die Eier losgetrennt vom Weibchen in gut durchwässerten Schalen, dann begann das Schlüpfen regulär mit einem dorsalen Querriss der Eihüllen; jedoch gelang es im Mittel nur etwa 20% der Larven, sich zu befreien; die übrigen blieben, wie mich Kontrollversuche im Juli 1938 lehrten, in der Blastodermhaut hängen und gingen elend zu Grunde. Versuche, die Eier an den Pleopoden des toten Muttertieres hängen zu lassen, diese jedoch abzuschneiden und an einem Faden in einer Glasschale aufzuhängen, haben sich ausgezeichnet bewährt, ebenso das Aufbinden jedes einzelnen Eies an einen Faden und das Zusammenfassen zahlreicher (ca. 50) Fäden zu Bündeln. Die Pleopodenbewegung und das Putzen der Eier durch das Weibchen werden ersetzt durch gute Wässerung und saubere Gefässe, ebenso werden zerfallene oder schimmlige Eier sofort entfernt.

Ich habe mit dieser Aufhängung in Bezug auf die Gesundheit der Eier bessere und in Bezug auf die Sicherheit des normalen Schlüpfens mindestens ebenso gute Erfahrungen gemacht als bei Gelegen, die ihre Entwicklung an der Mutter angehängt durchliefen (Tab. 5). Ausserdem waren aber auf diese Weise die Gelege vor zahlreichen äussern Gefahren geschützt, nicht zuletzt vor dem Gefressenwerden durch die Weibchen. Die normalen Kontrollen der Gelege, wie ich sie jeweils nur zweimal täglich vornahm, genügten nicht, um zur Behauptung, dass die jungen Krebse vorwiegend am Abend und in der Nacht schlüpfen (KRUMBACH-KÜKENTHAL, 1926/27) endgültig Stellung zu nehmen; jedoch glaube ich aus Tabelle 4 eher entnehmen zu können, dass das Schlüpfen auf Tag und Nacht etwa gleichmässig verteilt ist. Diese Auslegung scheint mir durch Berücksichtigung des Umstandes gestützt, dass einzelne Morgenkontrollen sehr spät, und die Abendkontrollen teilweise früh stattfanden. Ausserdem habe ich in kürzeren Inter-

vallen den Zeitpunkt der ersten Häutung dieser Tiere registriert und eine absolute Gleichmässigkeit in der Verteilung über Tag- und Nachtstunden feststellen können. Aus der empirisch gefundenen Gesetzmässigkeit im zeitlichen Ablauf des Schlüpfens und der Häutung glaube ich annehmen zu dürfen, dass weder Schlüpfen noch Häutung innerhalb meiner Zuchtanordnung an Helligkeit oder Dunkelheit gebunden waren.

Tabelle 4.

Datum	Zeit der Kontrolle		Zahl der geschlüpften Tiere		Wassertemperatur
13.VII.37	09.00		3		
		16.00		5	
14.VII.37	09.00		14		
		18.00		7	
15.VII.37	08.45		9		13,0
		19.00		8	13,8
16.VII.37	08.30		7		14,0
		20.00		3	13,9
17.VII.37	08.30		3		15,0
		12.30		1	13,5
18.VII.37	11.30		–		13,0
		19.00		1	15,3
19.VII.37	09.00		–		12,7
		17.00		2	12,6
7 Tage			Nacht: 36	Tag: 27	

Die Verzögerung des Schlüpfens ist eine Folge der weniger guten Aussenbedingungen, da die Eier frei auf dem Boden der Glasschalen lagen.

Die folgende Tabelle, No. 5, gibt einen Ueberblick über das Schlüpfen verschiedener Gelege im Juli 1937; ich habe leider die Fehlschlüpfungen nicht gezählt, sonst wäre der Unterschied in der Dauer der Schlüpfperioden zwischen aufgehängten und nicht-aufgehängten Eiern noch viel prägnanter.

In den Zuchten des Jahres 1937 schlüpften die Larven von sechs Gelegen ungefähr gleichzeitig mit einem Maximum zwischen dem 23. und 26. Juli. Im einen Gelege (VIII *l*) begann die Befreiung aus den Hüllen schon 10 Tage früher.

Beachtenswert ist jedenfalls, dass in diesem, sowie in früher beobachteten Fällen die Krebsweibchen ihre Eier im Zeitraum

Tabelle 5.

Juli 1937	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30	Total
VIII *l*	8	21	17	10	4	1	2												63
VIII *q*									5	2	0	0	3	14	0	0	1		25
VIII *r*											6	10	23	4	2				45
VIII *t*										1	10	44	36	13					104
VIII *u* 1	aufgehängt:								2	7	44								53
u 2	nicht aufgehängt:									2	18	13	1						34
VIII *v* 1	aufgehängt:								1	29	53	52							135
v 2	nicht aufgehängt:									7	12	4	4	2	2				31
VIII *w* 1	aufgehängt:											9	24	22	11				66
w 2	nicht aufgehängt:												6	12	3	1	1		23
Total . .	8	21	17	10	4	1	2		8	48	143	132	97	67	18	1	2		579

von Ende Oktober bis Mitte Januar ablegten, das Schlüpfen jedoch in einem wesentlich engern Intervall in den Monaten Juni und Juli erfolgte.

Demnach scheint die Dauer der Embryonalentwicklung stark von Aussenbedingungen — und unter diesen vorwiegend von der Temperatur — abhängig zu sein. Die Larven eines Geleges in günstigen Bedingungen sind in 1—3 Tagen geschlüpft. Ob der Moment des Schlüpfens innerhalb dieses Intervalles mit dem der 1—2 Nächte dauernden Ablage übereinstimmt, sei dahingestellt; jedenfalls aber habe ich während meinen Beobachtungen feststellen können, dass aus der Länge des Schlüpfintervalles eines Geleges und aus der Geschwindigkeit des Schlüpfens jeder einzelnen Larve auf die Lebensbedingungen des Geleges und den Gesundheitszustand der Eier Schlüsse gezogen werden dürfen.

Larven aus aufgehängten Eiern (Tabelle 5: VIII *u* 1, VIII *v* 1, VIII *w* 1) schlüpfen innerhalb von 3 (bis 4) Tagen, ohne Verluste, und das einzelne Tier innerhalb weniger Minuten.

Tabelle 5 zeigt den Gegensatz zu den Larven aus Eiern mit verzögertem Schlüpfen, die nicht aufgehängt waren; sie kann jedoch die zahlreichen Fehlschlüpfungen und die beträchtliche Dauer bis zur vollständigen Befreiung aus den Hüllen nicht angeben. Stelle ich für die drei geteilten Gelege (VIII *u*, VIII *v* und VIII *w*) die Schlüpfungen nach ihrem Beginn zusammen, wobei auch die Tage mit der maximalen Zahl von Schlüpfungen zusammenfallen, so erhalte ich eine Bestätigung meiner Behauptung (Tabelle 6).

Tabelle 6.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	Tag der Schlüpfperiode	Anzahl der Larven
12	60	119	63				aufgehängte Eier	254
	15	42	20	6	3	2	liegende Eier	88

Nach der Befreiung aus den Hüllen erfährt die Larve die erste Streckung, wenn nämlich die praelarvale Cuticula über Extremitäten und Abdomen abgezogen wird (s. S. 419 und S. 427) und diese voneinander getrennt und vom Körper abgehoben werden. Die Larve bleibt mit den eingekrümmten Scherenenden in der abgezogenen Hülle eingehakt und hängt so einige Zeit bewegungslos. Ist sie aus einem Ei ausgeschlüpft, das auf dem Boden einer Glasschale lag, dann liegt sie neben der verlassenen Hülle auf einer Seite, da die Beine noch nicht fähig sind, sie zu tragen. Unmittelbar nach dem Schlüpfen beginnt der Scaphognathit zu schlagen, die Extremitäten führen die ersten unkoordinierten Bewegungen aus, die Scheren öffnen und schliessen sich (wenigstens bei Larven in den Glasschalen) und das Abdomen zuckt zu den ersten Schlagserien. Ich habe einige Stunden nach dem Schlüpfen die Scaphognathitschläge gezählt und an 5 Larven folgende Ergebnisse erhalten:

Larve	No. 1	133 Schläge/Min.	Temp. 20,5°
	No. 2	135 Schläge/Min.	Temp. 19,3°
	No. 3	138 Schläge/Min.	Temp. 20,5°
	No. 4	147 Schläge/Min.	Temp. 20,5°
	No. 5	150 Schläge/Min.	Temp. 21,0°

Nach zwei bis drei Tagen zählte ich bereits 173 und 229 Schläge/Min. bei einer Temperatur von 21,0°.

Schon am zweiten Lebenstag hat der Cephalothorax bei gleichzeitig fortschreitendem Abbau des grossen Dotterbezirks in der Gegend der spätern Mitteldarmdrüse eine Länge erreicht, die gleich der doppelten Breite ist. Das zwischen die Augen eingesenkte Rostrum hebt sich etwas und das Abdomen streckt sich mehr und mehr. Das schwarze Augenpigment und der dunkelbraune U-förmige Dotterrest bilden auffällige Farbklekse im nur schwach pigmentierten, durchscheinenden Körper. Rote Chromatophoren, deren Auftreten ich schon ca. 4 Wochen vor dem Schlüpfen im Ei beobachtet hatte, liegen an den Cephalothoraxrändern vor allem im Rostrum, an den Augenrändern und in den Partien über dem Herzen zerstreut; ebenso finden wir sie im ersten Beinpaar, vor allem in den grossen Scheren, vereinzelt in den kleinen Antennen, den Augenstielen und in den Tergiten des Abdomens.

Das Abdomen weist einen beinahe runden Querschnitt auf. Die Pleopoden des zweiten bis fünften Abdominalsegmentes sind als gegabelte Anhängsel erkennbar. Das Telson ist eine länglich ovale und gezähnelte Scheibe mit einer in der Fortsetzung der Afteröffnung, in der Längsachse des Tieres verlaufenden Rinne, die in einer schwachen Bucht des Telsonrandes ausmündet. An der Basis des Telsons sind die zum 6. Segment gehörenden Uropoden erkennbar.

Mehrere Autoren sprachen sich für eine weitgehende Aehnlichkeit der geschlüpften Larven mit dem Muttertier aus (Roesel 1755, Huxley 1881, Dröscher 1906, Voelkel 1919). Dass diese Aehnlichkeit nach einigen Lebenstagen bereits sehr gross ist, ist nicht zu bezweifeln, über die Larven in den ersten Tagen nach dem Verlassen des Eies kann man getrennter Meinung sein (Fig. 6), ohne deswegen mit Skorikow und Redikorzew (1911) übereinzustimmen, die nicht die geringste Aehnlichkeit gesehen haben wollten. Das geschlüpfte Junge unterscheidet sich morphologisch vom adulten Tier, abgesehen von den Ausmassen und Proportionen, durch den Besitz von larvalen Organen (Scherenzähne und Telsonstacheln) und durch das Fehlen von Organen und Segmentanhängen, die erst im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung erworben werden

(Genitalöffnungen, Gonopoden, Uropoden). Ausserdem ist es unbehaart und pigmentarm.

Der eben geschlüpfte Krebs ist also im

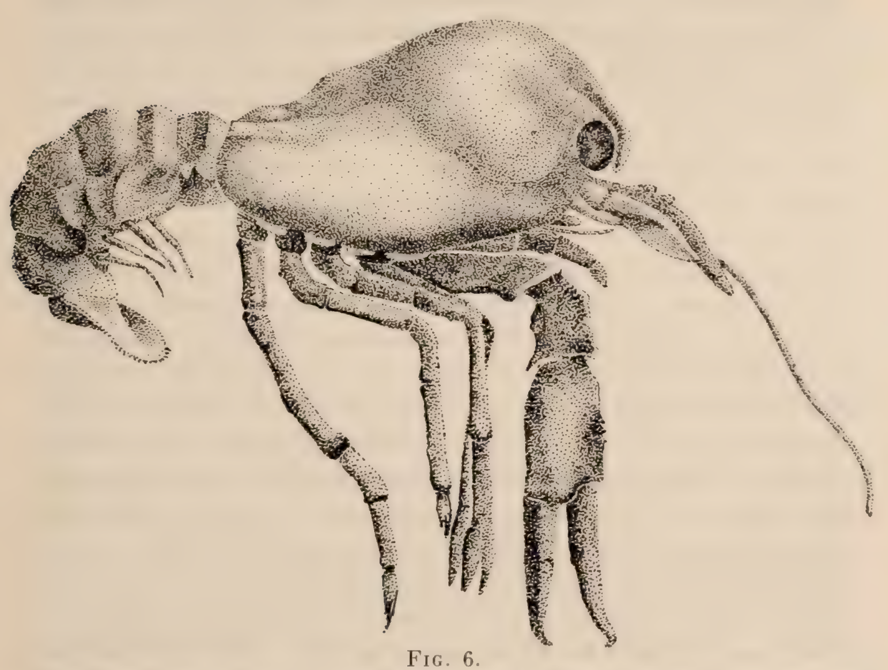


Fig. 6.
Larve von *Astacus fluviatilis* im Alter von 10 Tagen, unmittelbar vor der ersten postembryonalen Häutung (11. Juli 1938).

vollen Sinne dieses Wortes als typische „Larve" zu bezeichnen.

Die Masse eines eben im Aquarium geschlüpften Tieres hat Baumann (1932) bestimmt:

Länge des ganzen Tieres	7,7 mm
Länge des Rostrums	0,9 mm
Länge des Cephalothorax	3,8 mm
Breite des Cephalothorax	3,0 mm
Dorsoventrale Höhe des Thorax . .	2,0 mm
Länge des Abdomens	2,0 mm
Breite des Abdomens	1,0 mm
Länge der Telsonplatte	1,0 mm
Breite der Telsonplatte	1,3 mm

Es scheint sich hier allerdings um ein kleines Tier gehandelt zu haben; denn die Durchschnittsgrössen werden meist etwas höher angegeben. Lereboullet (1862) gab eine Länge von 11 mm und eine Thoraxbreite von 3 mm an, Chantran (1872) 8 mm, Carbonnier (1869) 9 mm, Micha (1880) 9 mm, Schikora (1916) 8,5 mm und ein Gewicht von 0,023 g. Voelkel (1919) bestimmt die Körperlänge auf 4—6 mm und meinte wahrscheinlich die Länge des Cephalothorax.

2. Die Fixierung der Larve am Muttertier. Der hyaline Faden.

Lereboullet (1854) schrieb in No. 34 des vierten Kapitels seines Résumés: „Quand l'écrevisse est éclose, elle reste suspendue à la mère, par l'ancienne membrane vitelline, jusqu'après la première mue!" Ob er den Aufhängemechanismus nun richtig und voll erkannt, oder ihn nur geahnt hat, bleibt ungewiss. Chantran (1872) und Robin, der Referent seiner Arbeit vor der Académie (1872), gaben eine eingehende Darstellung der doppelten Aufhängung der Larve. Robin gibt eine zusätzliche Darstellung des „filament hyalin", das die acht innersten Telsonfäden mit der verlassenen Eihülle verbindet. Seither wurde dieser hyaline Faden immer wieder, und besonders in neueren Publikationen zitiert und diskutiert, ohne aber dass eine plausible Erklärung hätte gegeben werden können. Schikora (1916) hatte der Besprechung einer seiner Abbildungen die Bemerkung beigefügt: „Er (der hyaline Faden) scheint der Dottermembran des Eies zu entsprechen, mit der die letzten Zähne des Telsons verwachsen sind, und die durch das Gewicht des Tierchens in die Länge gezogen ist." Diese Vermutung wurde von Baumann (1932) abgelehnt und Zehnder (1935), der stark auf Baumanns Darstellung fusst, erkannte nur auf jeder Seite der Längsrinne des Telsons fünf kleine Fäden, die gegen die Mediane konvergieren und sich „am Hinterrande des Telsons nach kurzer Zeit zu einem Bändchen vereinigen, welches dann seinerseits mit den Resten der aus der embryonalen Häutung resultierenden Hülle in Verbindung steht".

In einer Arbeit von Andrews (1907), die in Europa sozusagen unbekannt geblieben ist, fand ich, nachdem sie auch mir erst sehr spät zugänglich geworden war eine Bestätigung der wesentlichen Punkte meiner eigenen Beobachtungen.

Verfolgen wir das Schlüpfen und vor allem die praelarvale Häutung noch einmal in Bezug auf die nachfolgende Aufhängung der Larve. Die Eihüllen haben sich durch einen Querriss auf der Dorsalseite des Embryos geöffnet und dabei die Blastodermhaut (Naupliuscuticula) und die schon etwas abgehobene praelarvale Cuticula zerrissen, oder aber diese beiden Häute werden vom Embryo aufgesprengt, der nun mit dem Rücken voran die Hüllen verlässt. In diesem Moment rollen sich die drei äussern Eihüllen infolge der von aussen nach innen zunehmenden Spannungen ein, erfassen dabei auch Blastodermhaut und praelarvale Cuticula und halten sie auf diese Weise fest. Die Larve hat sich nun nur noch mit ihren Gliedern aus den ventralen Partien der praelarvalen Cuticula zu befreien. Dies geschieht entweder passiv durch die Wirkung ihres Körpergewichts, sie fällt gleichsam aus der umhüllenden Haut heraus, oder aber durch aktives Herausziehen, sobald ihre Glieder die nötige Bewegungsfähigkeit erlangt haben (Verzögerung des Schlüpfens !).

Es zeigt sich schon jetzt, von welch grosser Bedeutung die Aufhängung der Eier ist, weil bei nicht aufgehängten die Wirkung des Eigengewichtes der schlüpfenden Larve sowohl beim Zerreissen der Blastodermhaut und der praelarvalen Cuticula, als auch beim Befreien der Glieder aus der sie umgebenden Hülle verloren geht und damit die Sicherheit des Gelingens der Befreiung stark gefährdet ist (Fehlschlüpfungen !).

Beim passiven Herausfallen der Larve aus den Hüllen (eine aktive Mithilfe ist in geringem Ausmass anzunehmen) müssen die Futterale der praelarvalen Cuticula über die Scheren des ersten Beinpaares und über das Telson geradezu abgezogen werden, weil eine glatte Häutung mit einem saubern Abstossen der Hülle unmöglich ist. Die eingekrümmten Zähne an den Scherenenden wirken als Widerhaken; sie bleiben in der beim Abziehen umgestülpten Haut automatisch hängen und die innersten Telsonstacheln sind, vermutlich durch ein Sekret, mit der abgestreiften Hülle verbunden.

Auf diese Weise wird die Larve ohne aktives Zutun an der praelarvalen Cuticula und damit an den leeren Eihüllen bezw. am Muttertier befestigt.

Mit der Aufdeckung dieses Vorganges, der sich für die Larve in

logischer Selbstverständlichkeit abspielt, erübrigen sich alle Diskussionen über Zeit und Ort des ersten Zugriffs mit den Scheren und alle Untersuchungen über Greifreflexe bei in Glasschalen ausgeschlüpften Larven. Meine Beobachtungen aber, dass die geschlüpften Jungen unmittelbar nach der Befreiung nicht befähigt sein können, mit ihren Scheren zu packen, dass sie jedoch nach der Erhärtung der Scheren und nach dem Erwerb der Bewegungsfähigkeit ihre Griffe loslassen und neu fassen können, werden verständlich und lassen sich ohne weiteres in meine Darstellung vom Ablauf der Häutung einordnen.

Die doppelte Aufhängung garantiert den Larven den für den ersten postembryonalen Lebensabschnitt nötigen Schutz am Muttertier.

Ist das Exoskelett wenige Stunden nach der Häutung etwas erhärtet und ist die Larve im Stande, koordinierte Bewegungen auszuführen, dann werden die Zähne aus der Cuticula herausgezogen und die Häutung ist an dieser Stelle beendet. Nun erst sind die Scherenhaken eine Hilfe beim aktiven Festklammern der noch schwachen Larve an leeren Hüllen, Eistielen und dergl. Die noch am Telson fixierte abdominale Hülle wird meist durch Abdomenschläge zerrissen, hängt der Larve während einigen Tagen in Fetzen noch an und zerfällt meist noch vor Ablauf der Larvenzeit (Fig. 5).

Es braucht also das Losgelöstsein der Eier vom Muttertier nicht unbedingt nachteilige Folgen auf das Schlüpfen der Larve zu haben (ca 20% der Larven aus nicht aufgehängten Eiern schlüpfen normal). Sicher werden sich keinerlei Nachteile zeigen, wenn die Eier irgendwie an den Stielen aufgehängt werden.

So einfach und einleuchtend das Einhängen der Scherenzähne in der abgestreiften Hülle erklärt werden kann, so wenig übersichtlich ist die Art der Fixierung der praelarvalen Cuticula an den innersten Telsonstacheln. Die morphologischen Verhältnisse und anatomischen Veränderungen des Telsons im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung sind Gegenstand einer besondern Untersuchung.

Bis zur ersten postembryonalen Häutung verändert sich die Larve wesentlich. Der kugelige und breite Cephalothorax wird lang und schmal und flacht dorsal ab; dabei entstehen die ersten Skulpturen (Fig. 6). Das Abdomen streckt sich und plattet dorso-

ventral ab. Die Gliederung der Extremitäten wird deutlicher, die Scheren und Gehbeine führen koordinierte Bewegungen aus. Am ersten Tag nach dem Schlüpfen erscheint in den vordersten Kopfpartien blaues Pigment, das bald am ganzen Körper stark in Erscheinung tritt, um unmittelbar vor der Häutung beinahe ganz zu verschwinden. Der Dotterrest hat bedeutend abgenommen und die Anlage der Mitteldarmdrüse ist umfangreicher geworden.

Nichtaufgehängte Larven liegen auf einer Körperseite, da Gehbeine und Statozysten noch funktionsunfähig sind. Sie vermögen sich durch Serien von raschen Abdomenschlägen fortzubewegen. Sie halten sich mit Vorliebe an einem Faden, einer Schnur oder dergl. fest, fehlt aber ein solcher Gegenstand, dann halten sie sich in einem Knäuel von mehreren Tieren gegenseitig.

Einige Tage vor der Häutung erscheinen unmittelbar hinter den Augen in den seitlichen Magentaschen kleine weisse Gastrolithen, die durch den Rückenpanzer durchschimmern und rasch an Grösse zunehmen.

3. Die erste (postembryonale) Häutung. Beziehungen zwischen Schlüpfen und Häutung.

Ich habe bereits (S. 422) darauf aufmerksam gemacht, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryonalperiode von gewissen Aussenbedingungen abhängig, im übrigen aber für alle Eier eines einzelnen Geleges gleich ist. Es war nun zu erwarten, dass die Zeitspanne zwischen Schlüpfen und Häuten für die Larven ein und desselben Geleges gleich, für verschiedene Gelege aber, und besonders, wenn sie an verschiedenen Daten mit stark veränderten Aussenbedingungen schlüpfen und häuten, verschieden sei. Der erste Teil meiner Erwartung ist mit überraschender Exaktheit in Erfüllung gegangen, der zweite Teil insofern nicht, als nur in den Beobachtungsjahren, nicht aber innerhalb derselben Legeperiode Differenzen eintraten. Damit konnte eine alte, immer noch offene Frage klar verneint werden, ob nämlich die erste Häutung des Flusskrebses ohne Rücksicht auf Aussenbedingungen 10 Tage nach dem Schlüpfen vor sich gehen müsse. In diesem Sinne war nämlich die Angabe von Chantran (1870 und 1871) im Verlaufe der Jahre zitiert worden.

Ich habe die Häutungen der im Sommer 1937 beobachteten Gelege entsprechend der Tabelle 5 in einer Uebersicht zusammengestellt (Tabelle 7).

Tabelle 7. — *Die erste (postembryonale) Häutung.*

Gelege		Juli		August 1937														Summe
		30.	31.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	
VIII	*l*	4	12	18	15	2	2	1	1									55
VIII	*q*								4	2	1	2	9	1	1			20
VIII	*r*										8	9	11	1	1	1		31
VIII	*t*										4	27	36	6	5			78
VIII	*u* 1									8	20							28
	u 2										16	9	5	2				32
	u 3									4	12	4						20
VIII	*v* 1									39	46	44	4					133
	v 2									2	12	7	1					22
VIII	*w* 1										4	11	15	4	–	–	2	36
	w 2										1	10	10	7	4	1	2	35
VIII	*x*						8	2	1									11
VIII	*y*				15	17	18	2										52
Summe . . .		4	12	18	30	19	28	5	6	55	124	123	91	21	11	2	4	553

Ich hatte die Zuchtversuche mit einigen hundert Eiern im Naupliusstadium begonnen, aus denen 579 Larven geschlüpft waren und 553 mit der Häutung begonnen hatten. Die Larvenzeit verursachte sozusagen keine Verluste, die Differenz erklärt sich aus den dauernd vorgenommenen Fixierungen. Zahlreiche Tiere gingen während der Häutung ein; ausserdem grassierte ein verheerender Kannibalismus, sodass der Bestand an Tieren rapid abnahm. Die Beobachtungen der Häutung konnten aber an einem zahlenmässig beträchtlichen Material durchgeführt werden und stimmen überdies derart genau miteinander überein, dass der Schluss ohne weiteres zulässig ist:

1. Es kann sich bei den gefundenen Gesetzmässigkeiten nicht um Zufallsresultate handeln.

2. Unter den Bedingungen meiner Zucht häuteten sich die Larven von *Astacus fluviatilis* 16—17 Tage nach dem Schlüpfen.

In Tabelle 8 wird der graphisch festgehaltene Verlauf des Schlüpfens mit dem der Häutung direkt verglichen. Es zeigt sich dabei die weitgehende Uebereinstimmung der beiden Prozesse. Differenzen sind vor allem bedingt durch die Summation kleiner Verzögerungen in der Häutung der einzelnen Gelege. Die gestrichelten Geraden in der Darstellung des Schlüpfverlaufes sind rekonstruiert. Die Tage, an denen die Larven der Gelege VIII *x* und VIII *y* schlüpften, sind mir wohl bekannt, hingegen die zahlenmässige Verteilung der Vorgänge nicht; ebenso habe ich Beginn und Abschluss des Schlüpfens bei VIII *v* genau registriert; die Zwischenzählungen waren jedoch wegen der grossen Zahl von Eiern an den aufgehängten Pleopoden unmöglich. Durch die Rekonstruktion, die auf Grund der gefundenen gesetzmässigen Abhängigkeit von Häuten und Schlüpfen möglich war, werden nicht die Gesamtzahlen, wohl aber die Verteilung der Häutungen auf die einzelnen Tage etwas verschoben. Nun sind aber die Tageswerte weitgehend vom Zeitpunkt der Ablesung abhängig, sodass bei Ablesungen und Zählungen in grossen Intervallen Fälschungen des Gesamtverlaufes verursacht werden, die ebenso gross sind als die durch die Rekonstruktion bedingten.

Die Larven des Geleges VIII *l*, deren Schlüpfen täglich zweimal registriert worden war, dienten zu einer entsprechenden Kontrolle während der ersten Häutung. Die Eier waren während der Embryonalentwicklung nicht aufgehängt, und in der Folge verteilte sich das Schlüpfen auf 5 Tage. Das Ueberraschende war nun, dass die 5 Tagesgruppen, jede für sich, nach 16 Tagen mit der Häutung begannen, wobei in der letzten die Verzögerung der Häutung eine Wiederholung der Verzögerung des Schlüpfens darstellt (Tabelle 9).

Die kleine zeitliche Differenz, die ich beim Schlüpfen zwischen den aufgehängten und den nicht aufgehängten Eiern beobachtete, fand ich bei der Häutung wieder. Tabelle 10 gibt den Verlauf von Schlüpfen und Häuten des Geleges VIII *u*. In den Tagen nach dem Schlüpfen lösten sich einige Larven ab und lagen bis

Tabelle 8. — *Vergleich von Schlüpfen und Häuten.*

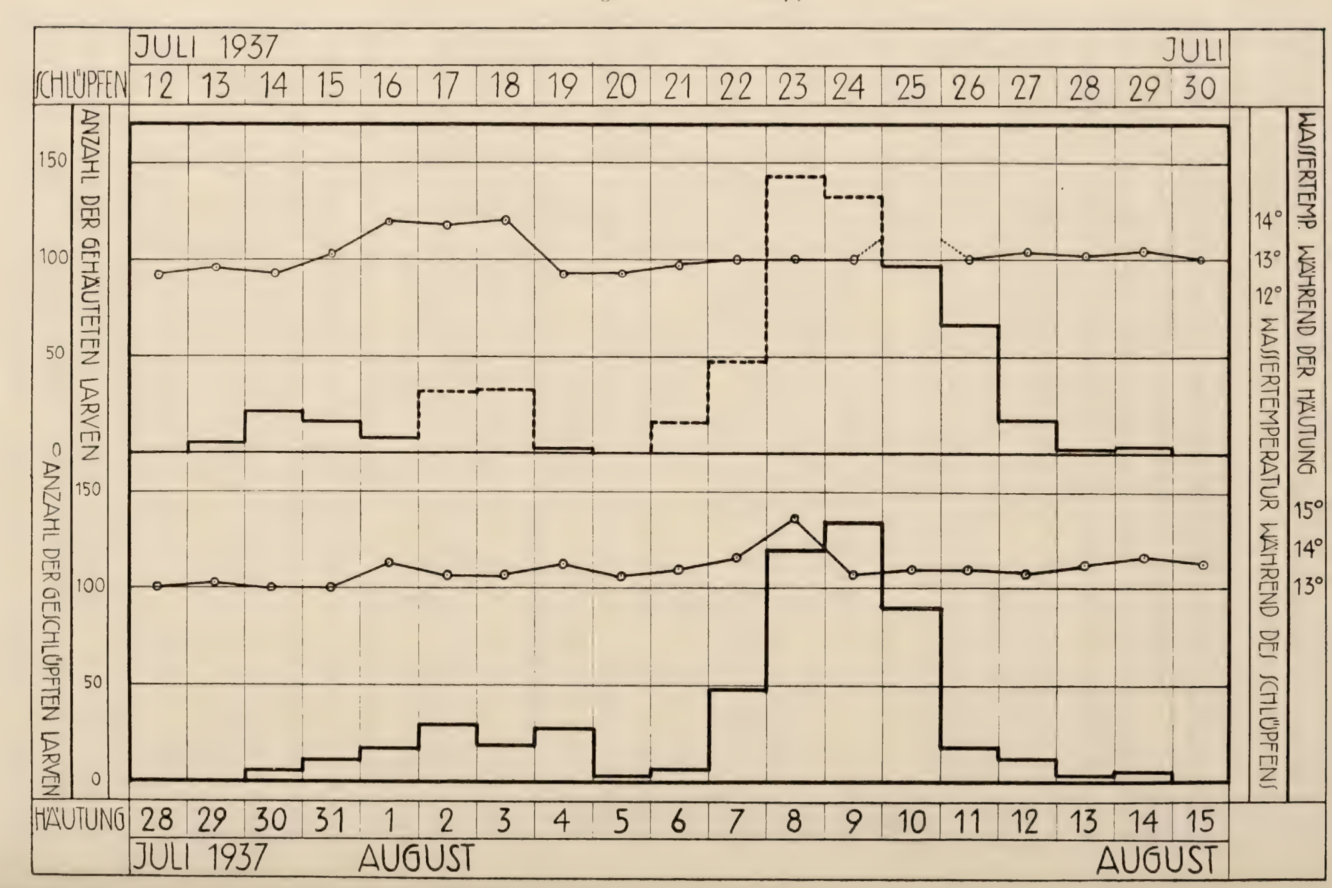


Tabelle 9.

		Juli 1937												August 1937					
		13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	....	29.	30.	31.	1.	2.	3.	4.	5.	6.
l_1	vorm.	2										4	2						
	nachm.	4																	
l_2	vorm.		14										10	9					
	nachm.		7																
l_3	vorm.			9										9	8				
	nachm.			8															
l_4	vorm.				6										7	1			
	nachm.				2														
l_5	vorm.					3	0	0								2	2	1	1
	nachm.					1	1	2											
		6	21	17	8	4	1	2				4	12	18	15	3	2	1	1

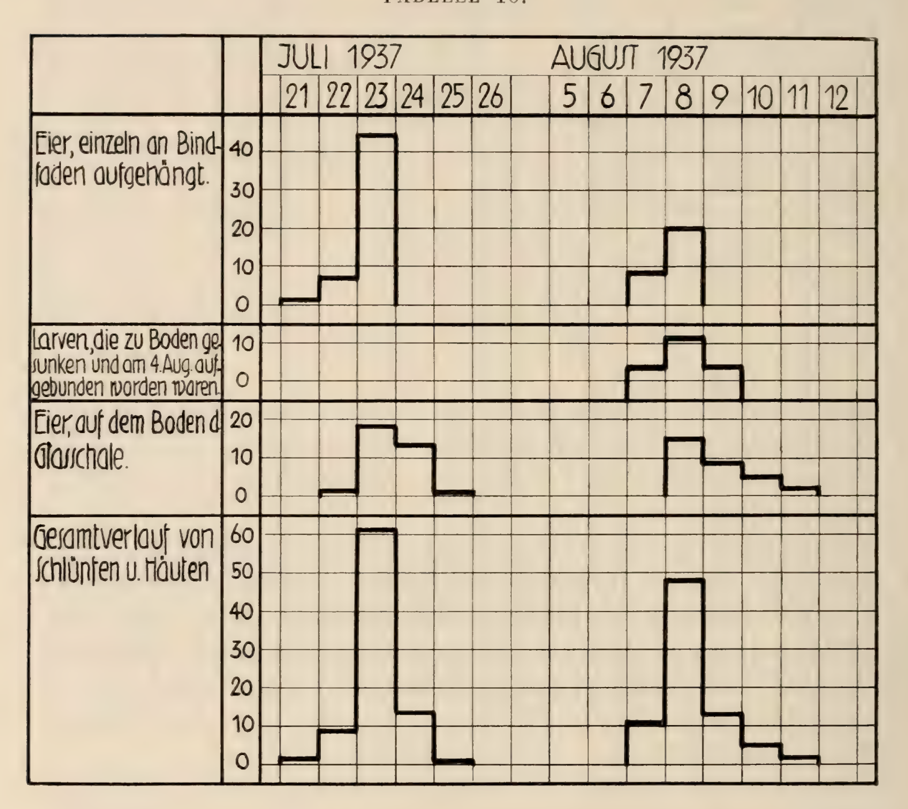
zum 4. August auf dem Boden der Schale; dann wurden sie neu aufgebunden, teils an den Eihüllen, teils an Fäden, die ich beim Fehlen der Hüllen den Tieren zum Anklammern in die Schale gelegt hatte.

Das Häuten dieser Gruppe wurde besonders registriert. Es ist eigenartig, dass der Häutungsverlauf dieser Larven seinem Charakter nach zwischen den beiden andern Gruppen steht. Dies lässt die Vermutung zu, es könnte die Larvenhäutung durch das Liegen auf dem Gefässboden ungünstig beeinflusst werden, ohne dass ich diese Hypothese, die aus der Beobachtung des Verhaltens weniger Tiere gewonnen wurde, schärfer präzisieren möchte.

Für das eine Gelege von *Astacus torrentium*, das ich besass, konnte ich das Intervall Schlüpfen-Häuten nicht genau feststellen, da ich durch das Schlüpfen überrascht worden war und nur angeben kann, dass am 16. Juni 1937, vormittags 10 Uhr 35 noch keine, am 19. Juni vormittags 10 Uhr jedoch alle 34 Larven geschlüpft waren. Am 1. Juli erfolgte die Häutung der ersten Larve, am nächsten Tag häutete sich ein zweites Tier und an den folgenden Tagen waren es deren 6, 18, 6 und 2. Bestimme ich als mittleres Datum mit einem vermutlichen Maximum an Schlüpfungen den

17. Juni, so verstrichen bis zum 4. Juli, dem Tag mit den meisten Häutungen, 18 Tage, sodass ich sagen darf, dass unter meinen Zuchtbedingungen das Intervall Schlüpfen — Häuten für *Astacus torrentium* ungefähr gleichgross, vielleicht etwas grös-

TABELLE 10.



ser ist als bei *Astacus fluviatilis*. Es beträgt 17—19 Tage.

ZEHNDER (1935) gibt als Zeitpunkt der ersten Häutung den 10.—15. Tag nach dem Schlüpfen. Leider unterliess er anzugeben, ob die Beobachtungen sich auf *Astacus fluviatilis* oder *Astacus torrentium* beziehen, ausserdem fehlen präzise Temperaturkontrollen.

Die Eier der wenigen Gelege, die mir 1938 zur Verfügung standen, liess ich in gut durchwässerten Schalen liegen, um den Rest erst einige Tage, nachdem neben zahlreichen Fehlversuchen einzelne Schlüpfungen gelungen waren, aufzuhängen. Eine nachträgliche Wirkung dieser Aufhängung blieb aus. Dieser Versuch lehrte mich, dass die Aufhängung eine wesentliche Bedingung für das Schlüpfen darstellt, dass aber eine zeitliche Grenze existiert, nach welcher ein Schlüpfen überhaupt nicht mehr in Frage kommt.

Der Krebsembryo ist demnach während einer auf wenige Tage beschränkten Zeit, die durch den Zeitpunkt der Eiablage und den Gesamtverlauf der Embryonalentwicklung bedingt ist, schlüpfbereit. Nach dieser Zeit kann er auch durch Verbesserung der äussern Bedingungen nicht mehr zum Schlüpfen kommen, selbst wenn dieses durch den Querriss in den Eihüllen eingeleitet wird.

Es hatte sich nämlich an sämtlichen Eiern, an einigen allerdings erst viele Tage nach dem mutmasslichen Schlüpftermin, ohne äussere Einwirkung ein Querriss gebildet. Jedoch konnte in keinem Fall, auch aus den aufgehängten Eiern nicht, eine Larve zum Schlüpfen kommen.

Das Schlüpfen fiel bei den beobachteten Gelegen auf den 30. Juni und den 1. Juli 1938. Die Larvenentwicklung verlief ohne auffällige Ereignisse; jedoch entdeckte ich bereits am 9. Juli in den Magenseitentaschen der Larven Gastrolithen, und am 10. und 11. Juli häuteten sich die Tiere zum ersten Mal, mit Ausnahme einer Larve, die bis zum 16. Juli noch keine Krebssteine gebildet hatte, dann aber doch zu häuten begann und einging. Auffällig an dieser Larve war die konstante Grösse des Dotterrestes, der bei den andern Tieren merklich abnahm.

Die Dauer der Larvenperiode betrug für die wenigen beobachteten Tiere 10—12 Tage (Tab. 11). Die Zuchtanordnung, die Bewässerung und die Aufstellung der Schalen waren während der Embryonalperiode die gleichen wie im Vorjahr. Unmittelbar vor dem Schlüpfen

wurde die ganze-Anlage nach Riehen disloziert. In der Folge waren die Aussenbedingungen vollständig verändert. Die Schalen wurden im tiefen Halbdunkel einer Kiste im Treppenschacht vor dem Waschhaus gehalten, und das Wasser hatte eine andere chemische Zusammensetzung als dasjenige in der Zoologischen Anstalt.

Die verschiedenen, in der Literatur gefundenen Angaben über Larvenperioden von 6—20 Tagen können sehr wohl nebeneinander bestehen, denn die beobachteten Tiere standen unter den verschiedensten Aussenbedingungen.

KAPITEL IV

POSTLARVALE ENTWICKLUNG.

1. Die Periode zwischen der ersten und zweiten post-embryonalen Häutung.

a) *Dotterrest.*

Mit der ersten postembryonalen Häutung verschwinden die typischen Larvenmerkmale; jedoch unterscheidet sich das gehäutete Jungtier vom adulten Krebs, abgesehen von den Proportionen, immer noch durch das Fehlen einiger Organe. Es fehlen die Anhänge des ersten und sechsten Abdominalsegmentes und die äussern Geschlechtsöffnungen. Vor allem aber hat sich der Schwanzfächer noch nicht gebildet, jedoch trägt die runde Telsonplatte statt der Stacheln gefiederte Borsten.

Die äusseren Veränderungen des gehäuteten Krebschens gegenüber der Larve hat Zehnder (1935) so ausführlich beschrieben, dass ich auf seine Darstellung verweisen und mich auf ergänzende oder gegensätzliche Mitteilungen beschränken kann. (Vergl. auch Fig. 7.)

Zehnder gibt an, dass die erste Häutung zeitlich mit dem Verschwinden des Dotterrestes zusammenfällt. Es ist evident, wie der Dotter während der Häutung stark abgebaut wird und das gehäutete Tier in der Mehrzahl der Fälle keinen Dotterrest mehr aufweist. Ich hatte am 11. August 1937, vier Tage nach dem Beginn der Häutung in den beobachteten Gelegen 26 Tiere gefunden, die noch einen gut wahrnehmbaren, teilweise sogar grossen Dotterrest aufwiesen. 1938 waren es alle sieben gehäuteten Tiere, die einen paarigen Dotterrest behalten hatten. Ich habe in den beiden Jahren das Verschwinden dieser Dotterreste beobachtet; die Beobachtungen des Jahres 1938 sind in Tabelle 11 zusammengestellt. Der obere Teil jedes Doppelstriches markiert das Vor-

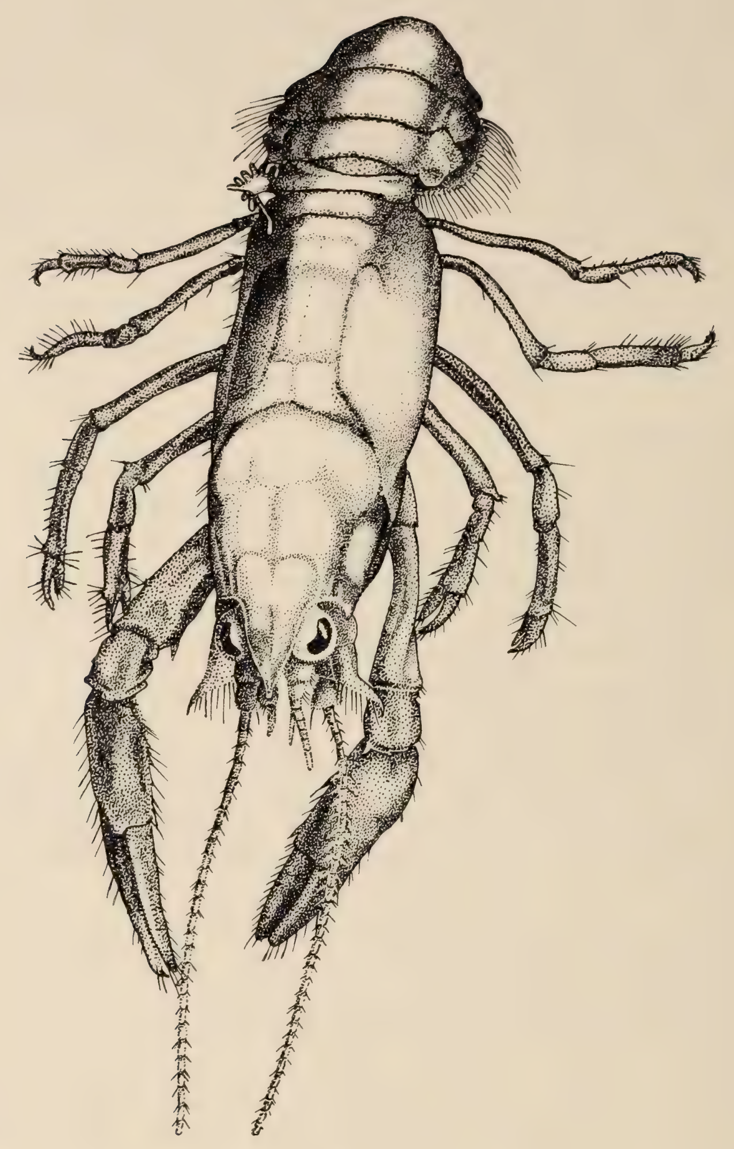
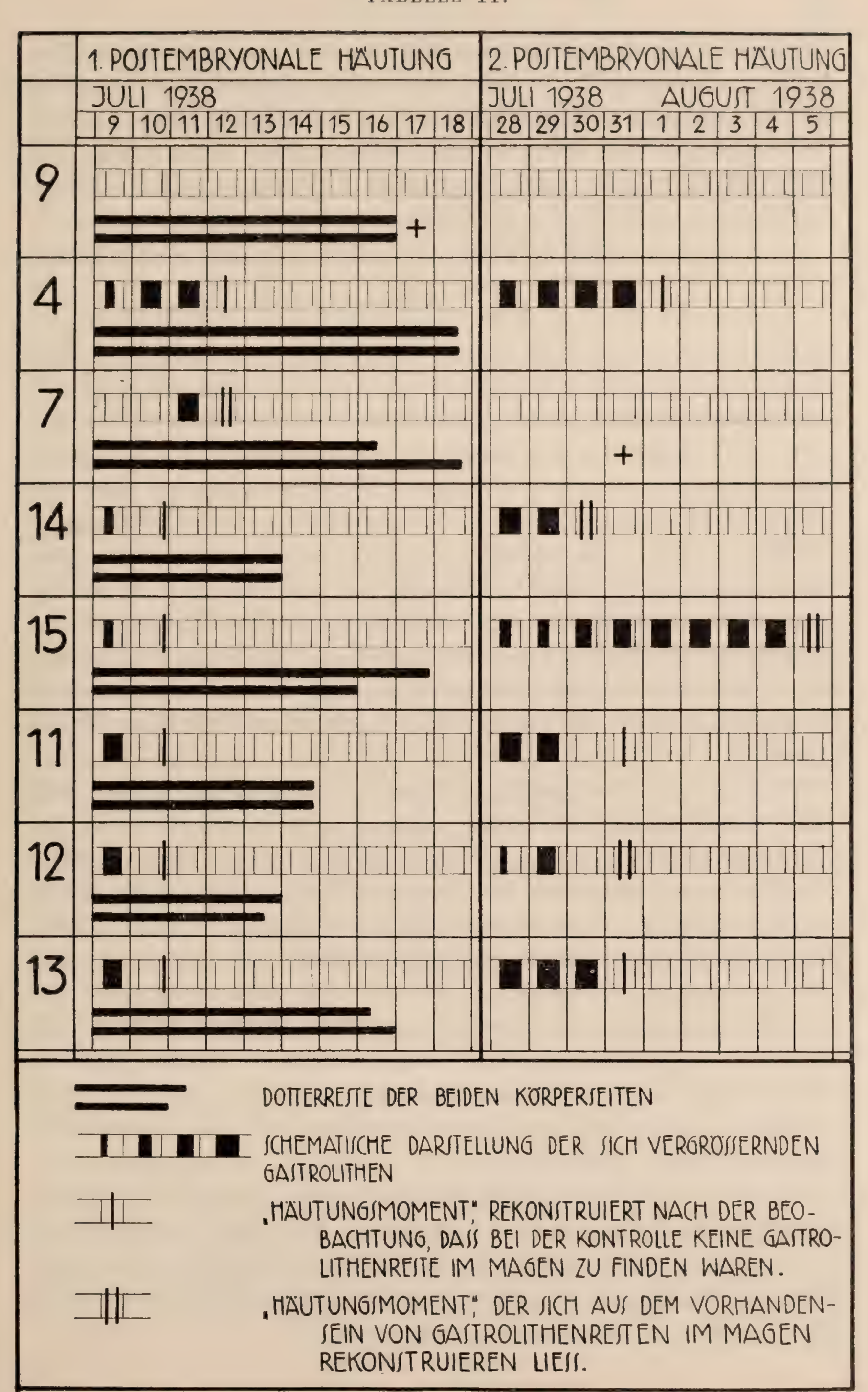


Fig. 7.

Jungtier von *Astacus torrentium*, ca. 20 Tage alt, 3 Tage nach der ersten postembryonalen Häutung.

Die Skulpturen des Cephalothorax sind arttypisch. Der Epipodit des hintersten Gehbeines der rechten Körperseite ragt, wie dies nach der ersten Häutung häufig der Fall ist, unter dem Rückenschild hervor.

TABELLE 11.


1. POSTEMBRYONALE HÄUTUNG
2. POSTEMBRYONALE HÄUTUNG
JULI 1938
JULI 1938
AUGUST 1938
9 10 11 12 13 14 15 16 17 18
28 29 30 31 1 2 3 4 5
9
4
7
14
15
11
12
13
+
+
DOTTERRESTE DER BEIDEN KÖRPERSEITEN
SCHEMATISCHE DARSTELLUNG DER SICH VERGRÖSSERNDEN GASTROLITHEN
„HÄUTUNGSMOMENT" REKONSTRUIERT NACH DER BEOBACHTUNG, DASS BEI DER KONTROLLE KEINE GASTROLITHENRESTE IM MAGEN ZU FINDEN WAREN.
„HÄUTUNGSMOMENT" DER SICH AUS DEM VORHANDENSEIN VON GASTROLITHENRESTEN IM MAGEN REKONSTRUIEREN LIESS.

handensein eines Dotterrestes auf der rechten Körperseite des Krebses, der untere dasjenige auf der linken. Die Rechtecke geben das Auftreten und Verschwinden der Gastrolithen wieder, soweit ich es beobachten konnte; die Grösse gibt schematisch die Zunahme der Grösse der Magensteine. Die senkrechten Striche und Doppelstriche zeigen den Zeitpunkt der Häutung an.

Bis zur ersten postembryonalen Häutung besitzen alle Tiere einen Ueberrest an Nahrungsdotter. In der Mehrzahl der Fälle verschwindet er während der Häutung; jedoch wird er häufig erst in der postlarven Lebensphase endgültig abgebaut. Dieser Abbau geht nicht immer auf beiden Körperseiten symmetrisch vor sich, so dass gegen Ende dieser Periode manchmal nur noch ein einseitiger Dotterrest sichtbar bleibt. Ich habe 1937 zwei Tiere beobachtet, deren Dotterrest erst am 10. Tag nach der ersten Häutung verschwand. Gemessen an der Häufigkeit des Vorkommens solcher Dotterreste nach der Häutung nehme ich an, dass es sich in den beobachteten Fällen um einen normalen Befund und nicht um die Anzeichen irgend welcher Abnormität handelt.

Ich habe zu verschiedenen Malen im Ablauf der Embryonal- und Postembryonalentwicklung ausgeprägte und auffällige Asymmetrien in der Organbildung oder in der Lagerung von Extremitäten beobachten können. Die Anlage der Mitteldarmdrüse manifestiert sich, von aussen sichtbar, zuerst durch eine hellgelb bis orange gefärbte Leiste am hintern Dotterrand zu beiden Seiten des Herzens. Ich hatte nun mehrfach Embryonen beobachtet, deren Anlagen der Mitteldarmdrüse auf der einen Körperseite den beschriebenen Ausbildungsgrad erreicht hatte, während auf der andern Seite bereits mehrere und deutliche Säckchen ausgebildet waren, was einer Entwicklungsdifferenz von mehreren Tagen gleichkommt.

Kurze Zeit vor dem Schlüpfen beginnen sich die Spitzen der grossen Scheren zwischen die Augen des Embryos einzuschieben; dabei geschieht es oft, dass die Spitzen der einen Schere zwischen den Augen eingebettet liegt, während die andere sich quer hinter den Augen anschmiegt.

Endlich ist es die letzte Phase des Dotterabbaus vor, während und nach der Larvenhäutung, die für beide Körperseiten ungleich ablaufen kann, sodass während des starken Abbaues im Verlaufe der Häutung der braune Dotter auf der einen Seite verschwand, auf der andern aber in einer grössern Masse noch vorhanden blieb. Manchmal treten die Differenzen erst in den allerletzten Tagen des Abbaues in Erscheinung.

b) *Gastrolithen.*

Die Bildung und das Verschwinden der Gastrolithen hat die Biologen, die sich mit Flusskrebsstudien abgaben, seit je beschäftigt. Bereits GEOFFROY LE JEUNE (1709) hatte das zeitliche Zusammenfallen von Krebssteinbildung und Häutung festgestellt, einen direkten Zusammenhang der beiden Ereignisse jedoch abgelehnt. Immerhin war ihm aufgefallen, dass die Gastrolithen samt der abgestossenen Magencuticula dem während der „Mauser" kranken Krebs zur Nahrung dienten. ROESEL (1755) bestritt einen Zusammenhang mit der Häutung, musste aber zugeben, dass er über die Aufgaben dieser Gebilde keinerlei Angaben machen könne. BRAND und RATZEBURG (1829-33) wollten sogar beobachtet haben, wie die Magensteine durch den Oesophag oder durch einen Riss in der äussern Magenwand und durch die Kiemenspalten aus dem Körper ausgetreten seien. K. E. VON BAER (1834) hielt sie für Speichelsteine, zweifelte aber nicht daran, dass sie Kalkreservoire darstellen. CHANTRAN (1874) beobachtete, dass die Steine nach der Häutung in den Magen gelangen und dort nicht nur aufgelöst, sondern auch zermahlen werden, was bei jungen Tieren 24—30, bei ältern aber 70—80 Stunden in Anspruch nimmt. Ausserdem hatte er festgestellt, dass die Bildung der Steine bei jungen Tieren 10, bei ältern jedoch 40 Tage vor der Häutung beginnt. BRAUN (1875) beobachtete, wie die Steine bei der Häutung ins Innere des Magens gelangen, wie sie, wie er vermutete, resorbiert werden und dem Blut einen Teil der Kalksalze zuführen, die es zur Imprägnation des neuen Panzers braucht. Diese Ansicht teilen auch HUXLEY (1881) und VITZOU (1882), der zweite stimmt mit BRAUN auch in der Auffassung überein, dass die Bildung der Gastrolithen analog der des Integumentes vor sich gehe, was durch Strukturuntersuchungen von HAECKEL (1857) nachgewiesen werden konnte. HERRICK (1911) war jedoch der Ansicht, dass die Krebssteine reine Exkrete seien.

Ringel (1924) konnte nachweisen, dass die Gastrolithen nicht die einzige Kalkreserve darstellen, sondern bei der Häutung auch einzelne Teile des Magens, die besonders starke Kalkeinlagerungen enthalten, mit den Steinen im Magen zurückbleiben, resorbiert werden und den ersten Kalk zur Härtung des Panzers liefern. Dabei scheint die Kalkeinlagerung in diesen Stückchen mit der Bildung der Krebssteine zuzunehmen, was durch eine Färbung angedeutet wird, indem diese Chitinleisten, wie die Gastrolithen eine bläuliche Färbung annehmen.

Meine eigenen Beobachtungen über das Auftreten der Krebssteine vor der ersten und zweiten Häutung sind in Tabelle 11 dargestellt. Den Beginn der Gastrolithenentwicklung konnte ich in den beiden Jahren nicht feststellen, denn die weisslich durchschimmernden Steine sind in den ersten Stadien ihrer Entwicklung bei Beobachtung von oben, an lebenden Tieren, die nicht zu stark gestört und vor allem nicht durch Pinzetten verletzt werden sollen, erst zu sehen, wenn sie sich im Durchmesser dem Durchmesser der Augenkalotte nähern und bereits eine gewisse Dicke erreicht haben. Den in dieser Tabelle dargestellten Kontrollen füge ich noch eine Einzelbeobachtung aus dem Jahre 1932 bei, wo ich an Larven, die zwischen dem 20. und 30. Juli geschlüpft waren, und die ich am 4. August 09.00 Uhr beim Häuten beobachten konnte, am 30. Juli 10.00 Uhr dünne und opake Gastrolithen feststellte.

Wie die Tabelle zeigt, habe ich am hungernden Jungtier No. 15 bereits 9 Tage vor der Häutung Gastrolithen beobachtet, die eine Grösse aufwiesen, die vermutlich höchstens in 1—2 Tagen erreicht werden konnte. Andrerseits scheint mir das regelmässig gefütterte Tier No. 12 ein Extremfall zu sein für eine rasche Gastrolithenbildung in 3—4 Tagen.

Zusammenfassend stelle ich fest, dass für die Bildung der Gastrolithen vor der ersten und zweiten postembryonalen Häutung mehrere Tage benötigt werden; meine Beobachtungen lassen vermuten, dass sich die Magensteine bei den beobachteten Tieren 4—10 Tage vor der Häutung zu bilden begannen.

Besondere Beobachtung verdienten die hungernden Tiere

No. 7 und No. 15. Das zuerst genannte Krebschen blieb nach der Häutung ohne Futter und hatte bis zu seinem Tode, am 31. August 1938, noch keine Gastrolithen gebildet, während seine gefütterten Geschwister sich bereits zum zweiten Mal häuteten. Das zweitgenannte Tier habe ich auch nicht gefüttert; jedoch konnte ich am 25. Juli Nahrung im Magen erkennen und am 26. Juli war der Enddarm des Tieres gefüllt. Vermutlich hatte das Krebschen eine Insektenlarve erbeuten können, die ins Gefäss gefallen war. Am 4. August schien sich sein Gesundheitszustand zu verschlechtern und ich fütterte ihm Tubifex. Aus Tabelle 11 ist ersichtlich, wie sich nur sehr langsam Gastrolithen ausgebildet hatten, die nun unter der Wirkung der aufgenommenen Nahrung zur vollen Grösse gelangten, sodass sich das Krebschen in der auf die Fütterung folgenden Nacht häutete. Ob die Bildung der Karbonate und Phosphate der Gastrolithen vorwiegend durch das Fehlen von Nahrung verhindert, bezw. verzögert wurde, kann ich nicht feststellen, jedenfalls scheint aber der Futtermangel eine Stoffwechselstörung zur Folge gehabt zu haben, die eine Gastrolithenbildung verhinderte.

Den Abbau der Gastrolithen habe ich mehrfach beobachtet. Er ist sowohl bei der ersten, als auch bei der zweiten postembryonalen Häutung in den ersten 24 Stunden nach der Häutung vollzogen. Meist treten die Gastrolithen unmittelbar nach der Häutung in den Cardiateil des Magens aus, nehmen dort an Grösse ab und verfärben sich auffällig bis zu einem orangegelben Farbton. Während Lebendbeobachtungen und auf Schnitten konnte ich feststellen, dass die Steine manchmal auch noch kurze Zeit nach der Häutung in den Seitentaschen stecken. Nach dem Austritt sind sie im Magen frei beweglich, nähern sich aber unter ständiger Grössenabnahme den Zahnleisten. Nach ihrem Verschwinden deutete orangerotes Pigment in den Faeces auf den Eintritt ihrer Ueberreste in den Enddarm (Beobachtungen 1937). Im Jahre 1938 konnte ich diese letzte Beobachtung an zahlenmässig geringem Material nicht bestätigen.

Bei dieser Gelegenheit verdient noch eine weitere Beobachtung unsere Aufmerksamkeit. Ich habe bei einer grossen Zahl von ersten postembryonalen Häutungen festgestellt, dass die abgestossene

Hülle von den frisch gehäuteten Tieren gefressen wird und habe diese Beobachtungen an Schnitten bestätigen können, in denen das Magenlumen von den Ueberresten der gefressenen Cuticula erfüllt war. Bei der zweiten postembryonalen Häutung konnte ich die abgestossene Hülle in allen beobachteten Fällen auch noch mehrere Tage nach der Häutung in der Zuchtschale finden; sie wurde nie gefressen.

Ich bringe diese Tatsache mit dem Kalkhaushalt des sich häutenden Tieres in Zusammenhang. Bei der ersten Häutung, vor der eine aktive Nahrungsaufnahme fehlt, müssen alle verwendbaren Stoffe zum raschen Ersatz des Härtungsmateriales herangezogen werden, so auch die Kalkeinlagerungen der larvalen Cuticula. Bei der zweiten Häutung jedoch scheint der Krebs über genügend Reserven in den Gastrolithen, in den verkalkten Magenteilen und im Blut zu verfügen. Vielleicht aber konnten die Kalkablagerungen vor der zweiten Häutung in lösliche Bikarbonate und Biphosphate abgebaut werden, wozu der larvale Organismus noch unfähig sein könnte.

Ein genaueres Studium der Jonengleichgewichte im gehäuteten erwachsenen Krebskörper lehrt, dass der Organismus Verhältnisse zu schaffen in der Lage ist, die den optimalen Bedingungen für die Kalkablagerungen im physikalisch-chemischen Experiment gleich sind. Der Gehalt des Blutes an gelösten Calciumbikarbonaten und Calciumbiphosphaten nimmt während des Abbaues des alten Panzers stark zu. Gleichzeitig geht eine Erhöhung des pH des Blutes vor sich, die die Ausfällung von unlöslichem Calciumkarbonat und Calciumphosphat zur Folge hat. (Bohn 1898, T. und W. Parsons 1923, Robinson 1924, Damboviceanu 1932, Drilhon 1933, Elmhirst 1934. Zusammenfassende Uebersicht bei Fage 1935).

c) *Pigmente und Chromatophoren.*

In der postlarvalen Phase der Entwicklung habe ich im Jahre 1938 regelmässig die Verteilung und den Zustand der Chromatophoren beobachtet. Anlass dazu gaben Eindrücke, die ich von der Färbung verschiedener Tiere aus verschiedenen Gelegen des Jahres 1937 erhalten hatte.

Die Tiere jedes einzelnen Geleges hatten eine Gesamtfärbung, die für das Gelege typisch war und von der die

Färbung des Einzelindividuums nur wenig abwich. Immerhin waren innerhalb eines Geleges trotz gleicher Licht- und Futterbedingungen Schwankungen möglich. Diese Farbdifferenzen mussten auf Sorte, Anzahl, Verteilung und Zustand der Pigmente und der Chromatophoren zurückzuführen sein. Ich hatte bei meinen Beobachtungen, die nur mit schwachen Binokularvergrösserungen gemacht wurden, drei verschiedene Pigmente beobachtet; ein r o t e s i n C h r o m a t o p h o r e n, die in kleiner Zahl in der letzten Phase der Embryonalentwicklung im Embryo auftreten, ein b l a u e s K ö r n e r p i g m e n t, das unmittelbar nach dem Schlüpfen der Larven in Erscheinung tritt und die roten Chromatophoren meist hofartig umgibt, jedoch auch gleichmässig verteilt auf der Ventralseite der Larve und des Jungkrebses beobachtet werden kann; endlich erscheinen einige Tage nach der ersten postembryonalen Häutung w e i s s e C h r o m a t o p h o r e n.

Schon 1937 hielt ich eine Anzahl von Tieren eines „normalgefärbten" Geleges während einiger Zeit in Dunkelheit. In der ersten, nach zwei Tagen vorgenommenen Kontrolle stellte ich fest, dass die Larven eine blaue Farbe angenommen hatten. Nach 14 Tagen brachte ich einen Teil dieser blauen Tiere, die sich mittlerweile gehäutet hatten, wieder unter die Lichtbedingungen der ganzen Zucht, wobei nach der nächsten Kontrolle, nach 4 Tagen, die Blaufärbung bis auf Reste in den Kopfpartien und auf der Ventralseite des Körpers verschwunden war.

Im Jahre 1938 hielt ich die Eier eines Geleges schon zwei Monate vor dem Schlüpfen im Dunkeln und stellte an den geschlüpften Larven eine vermehrte Blaufärbung gegenüber den Larven anderer Gelege fest, die bis unmittelbar vor der zweiten Häutung anhielt. Leider blieben nur drei Larven dieses Geleges am Leben, von denen zwei (No. 12 und No. 13) eine übereinstimmende blaue Färbung aufwiesen, während die dritte wohl stärker blau als die Larven anderer Zuchten, aber stärker rot als ihre Geschwister gefärbt war. No. 12 wurde weiterhin im Dunkel der Kiste gehalten, No. 13 hingegen vor der Kiste am Tageslicht (Vergl. S. 436). Während 14 Tagen, d.h. bis zur zweiten Häutung, konnte ich zwischen den beiden Tieren keinerlei wesentlichen Färbungsunterschied feststellen. Parallel zu diesen Beobachtungen lief die Kontrolle des schon erwähnten Hungerversuches (S. 443) und

dabei machte ich die auffällige Beobachtung, dass die hungernden Tiere blass wurden, weil sich die roten Pigmente ihrer Chromatophoren auch nicht mehr expandierten, wenn sie ans Licht gebracht wurden. Ebenso waren die blauen Pigmenthöfe und die roten Chromatophoren nicht mehr so intensiv gefärbt, vielleicht sogar ärmer an Körnern geworden. Diese letzte Beobachtung deckt sich

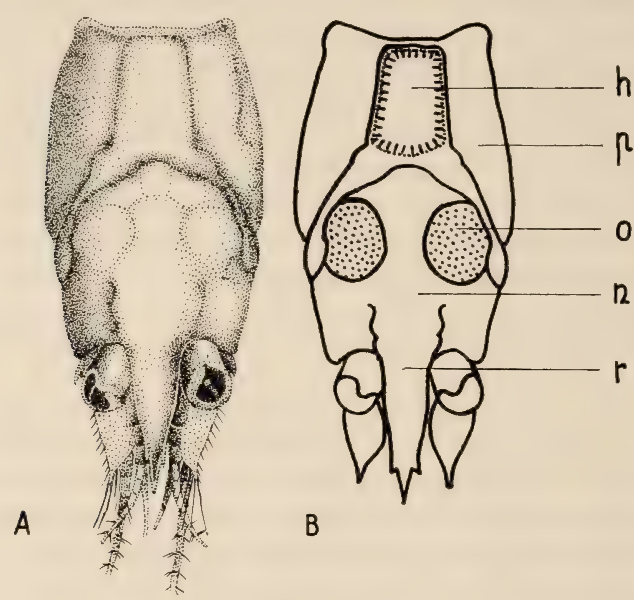


Fig. 8 A.

Dorsalansicht des Carapax eines Jungtieres von *Astacus fluviatilis* im Alter von 25 Tagen, 9 Tage nach der ersten und 6 Tage vor der zweiten postembryonalen Häutung. Die Skulpturen sind arttypisch (vergl. Fig. 7).

Fig. 8 B.

Schema zu Fig. 7 A, das die einzelnen Chromatophorenbezirke erkennen lässt. *h* = Herzplatte, *n* = Nackenschild, *o* = ovale Gebiete, *p* = Pleuren, *r* = Rostrum.

mit den Angaben von Fuchs (1913, im Handbuch der vergleichenden Physiologie).

Bei genauerer Betrachtung unter dem Binokular konnte ich die verschiedene Gestalt der Chromatophoren erkennen und machte die Feststellung, dass der Ausdehnungszustand der Chromatophoren in Thorax und Abdomen meist verschieden ist. Jedoch genügt eine gesonderte Beschreibung dieser beiden

Körperregionen zur Charakterisierung der Färbung nicht; denn innerhalb des Carapax entdeckte ich Regionen, in denen die Chromatophoren mehr oder weniger übereinstimmend reagierten, jedoch anders als in andern Regionen. In Fig. 8 A ist der Carapax eines jungen *Astacus fluviatilis* nach der ersten Häutung dargestellt. Fig. 8 B gibt dieselbe Ansicht schematisch wieder, jedoch mit der Markierung der Bezirke mit gleicher Chromatophorenreaktion. Dabei habe ich nur die roten Chromatophoren berücksichtigt und nur die wichtigsten und grössten Sammelgebiete eingezeichnet; bei schärferer Beobachtung lassen sich einzelne von ihnen noch weiter zerlegen; so habe ich öfters beobachtet, dass die Chromatophoren im Gebiet, das ich mit Nackenschild bezeichne, sehr verschiedene Ausdehnung zeigen. Vor allem sind die Partien gegen das Rostrum und gegen die Seitenflächen hin mit Chromatophoren besetzt, die stärker ausgedehnt sind als die mehr zentral und median gelegenen.

Es wäre wohl interessant gewesen, das Verhalten der verschiedenen Regionen, bezw. der darin enthaltenen Chromatophoren und Pigmente unter den verschiedenartigsten Einflüssen zu studieren; ich musste mich jedoch auf die Beobachtung der Pigmentbewegung bei den regelmässig durchgeführten allgemeinen Kontrollen beschränken, vor allem auch deshalb, weil die wenigen Versuchstiere andern Zwecken dienen mussten.

Die Voraussetzung, dass die von Keeble und Gamble (1903) entdeckten Chromatophorenzentren mit morphologischer und reizphysiologischer Einheitlichkeit an jungen Tieren besser wahrnehmbar sein mussten als an adulten, führte mich zu einer regelmässigen und eingehenden Beobachtung der Pigmentverschiebungen.

Die äussern Umstände dieser Beobachtungen waren die folgenden: die Krebschen wurden aus ihrer mit Sand belegten Glasschale möglichst rasch in eine kleine Porzellanschale gebracht, in der sie während der ganzen Dauer der Beobachtung verblieben.

Ausnahmsweise wurden sie für 1—2 Minuten zur Beobachtung der weissen Chromatophoren und zur Kontrolle der Gastrolithen in eine schwarze Schale gebracht. An heissen Tagen stellte ich die kleinen Schälchen, die gerade einem einzigen Krebschen Raum boten, in den lichten Schatten der Zuchtgefässe; ausserdem erneuerte ich während der Beobachtung das Wasser regelmässig. Um

rasch und knapp meinen Eindruck von der Gestalt der Chromatophoren fixieren zu können, beurteilte ich nach einer Skala mit 5 Werten. Mit 0 bezeichnete ich den Zustand der maximalen Pigmentretraktion, mit 1 den der maximalen Dilatation, die Zwischenstufen 1/4, 1/2 und 3/4 schätzte ich ab. Die Skala von Menke (1911) gibt zweifellos genauere Resultate, nicht nur weil sie über mehr Stufen verfügt, sondern weil die Zuordnung einer Nummer zur beobachteten Chromatophorengestalt an Hand einer Zeichnung sicherer vorgenommen werden kann; jedoch konnte ich diese Methode aus Zeitgründen nicht gebrauchen; denn bis ich nur innerhalb einer Zone die verschiedenen Formen einigermassen sicher eingeschätzt gehabt hätte, wären in den übrigen Körperregionen bereits Veränderungen vor sich gegangen, die das an sich schon sehr schwer zu charakterisierende Farbbild gefälscht hätten.

Im Verlauf der Beobachtungen musste ich allerdings feststellen, dass ich mit meiner Skala (und auch mit der Menkes) gewisse Charaktere der Chromatophorenform nicht festhalten konnte. Bei stärkster Retraktion der Pigmente werden die Chromatophoren des Nackenschildes punktförmig, diejenigen des Abdomens jedoch nicht; sie erreichen eine Form, die nach meiner Skala mit 1/4 bezeichnet werden musste. Die roten Chromatophoren der ovalen Platten wiederum haben bei stärkster Retraktion ein Aussehen, das von denen des Nackenschildes, als auch von denen des Abdomens verschieden ist. Dasselbe gilt auch für die Gestalt der roten Chromatophoren bei grösstmöglichster Dilatation der Pigmente. Die ovalen Platten weisen ein feinmaschiges und gleichmässiges Farbnetz auf, während die Maximalausdehnung der abdominalen Chromatophoren einer stark verzweigten 3/4-Gestalt im Nackenschild entspricht. Auf Grund dieser Beobachtungen scheint mir die Existenz verschiedener anatomischer Baupläne der Chromatophoren möglich (Keeble und Gamble 1903 — diese beiden englischen Autoren haben ihre Resultate vorwiegend bei Untersuchungen an Schizopoden gewonnen).

In den Tabellen 12 und 13 habe ich einige Ausschnitte aus meinen Beobachtungen zusammengestellt. Tabelle 12 zeigt die Pigmentbewegung an 25—30 Tage alten Jungkrebsen, 9—16 Tage nach der ersten postembryonalen Häutung. Die Tiere No. 11, 12 und 13 stammen aus einem Gelege; es war von ihnen bereits die Rede

TABELLE 12.

Datum	13						12						11						14					
	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.
25.VII.38	17.00		½-¾				17.30	1		¾			17.50		1			1	18.00	¾		1		½
							17.57	¾-1				1	17.53		¾				18.08	0-¼		¼		½
													18.19		¾			1	18.20	¼		¼-½		½-¾
																			18.30	¼		¼-½		½-¾
26.VII.38	16.00	¼-½		¾		1	16.13	1		1			17.00		¾-1			¾	16.47			1		¾
	16.20		¾			1	16.29		¾			1	17.20		¾			¾	17.11		¾-1			¾-1
	16.40		¾			1	16.42	¾	¾	1	1	¾-1												
27.VII.38							22.15		¼			½												
							22.32		½			½												
							23.16	¼	¼	¼	0	½												
								am hellen Licht:																
								¾	1	1	1	¾												
28.VII.38	10.06		¾			1	10.45	1	1	1	1		10.27		1				11.10	¾	¾	1	1	¾-1
	10.11	0-½	½	½	½-¾		10.57		¼										11.15	½	¾	¾	¾	
	10.20	¼	½-¾	¾			11.03		0										11.25	0	0	0	0	
29.VII.38	10.26		1				11.25		1				11.15		1				11.29		1			
	10.29	½	½	¾	½		11.29	¾	¾	1	1		11.25	¾		1			11.40	½		¾		
	10.36	¼	½	¾	½		11.34	1	1	1	1								11.45	½-¾	¾	¾	¾	
	10.45	½-¾	¾	¾	¾																			
		Häutung						Häutung						Häutung						Häutung				
31.VII.38	17.30	1	¾	¾-1									17.50		1									
	17.43	geringe Kontraktion											17.58		¾			¾						

(S. 445). No. 14 gehörte in ein anderes Gelege und zeichnete sich durch kräftige Färbung aus. No. 13 war am Tageslicht gehalten worden (vergl. S. 436), die übrigen Tiere in Dunkelheit.

Tabelle 12 lehrt, dass bei allen Tagbeobachtungen die roten Pigmente der aus dem tiefen Halbdunkel geholten Krebschen stark bis maximal dilatiert waren und im Verlaufe der Beobachtung, d. h. unter dem Einfluss des weissen Porzellanuntergrundes der Schale und des hellen Sonnen- bis milden und diffusen Tageslichtes retrahiert wurden. Eine genauere Kontrolle der in der Tabelle protokollierten Beobachtungen zeigt, dass die Veränderungen schon nach wenigen Minuten sehr beträchtlich sein können. Die in der Tabelle enthaltenen ersten Zeitangaben beziehen sich auf den Beginn der Beobachtungen, die am Anfang einer Beobachtungsserie unmittelbar auf die Entnahme des Krebses aus dem Zuchtgefäss und das Einsetzen in ein Porzellanschälchen erfolgte. Die zweite und dritte Zeitangabe einer Beobachtungsreihe geben wiederum den Beginn der Beobachtung an; in der Zwischenzeit blieben die Krebschen am Tageslicht stehen oder wurden ausnahmsweise zu einer weitern Kontrolle für Bruchteile einer Minute, selten für 1—2 Minuten in eine schwarze Glasschale und dann wieder zurück in das Porzellanschälchen gebracht.

Die mannigfachen Differenzen im Verhalten der Pigmente innerhalb ein und derselben Chromatophorengruppe konnten trotz der Aufteilung der Beobachtungen nach Körpergebieten (Nacken, Herz, Pleuren, ovale Gebiete, vergl. Fig. 8 B) nicht wiedergegeben werden.

Ebenso ist das Verhalten der weissen Chromatophoren im Vergleich zu dem der roten nur einigermassen zu erkennen beim Krebs No. 14. Die Beobachtungen, die ich mit genügender Schärfe nur auf schwarzem Untergrund habe vornehmen können, musste ich auf ein Minimum beschränken, um durch den veränderten Untergrund die Bewegungen der roten und der blauen Pigmente nicht allzu sehr einzuschränken.

Dass das Verhalten der Chromatophoren bei Nacht anders ist, als bei Tag, zeigt die Beobachtung vom 27. Juli 1938. Die Nachtfärbung ist bei *Astacus fluviatilis*, wie bei andern Formen, durch eine starke Retraktion der roten Pigmente und das Auftreten grosser blauer Körnerhöfe um die roten Chromatophoren charakterisiert.

TABELLE 13.

Datum	Zeit	15						Zeit	4					
		Nacken	Herz	Pleura	ovale	Abdomen	weisse Chromatophoren		Nacken	Herz	Pleura	ovale	Abdomen	weisse Chromatophoren
25.VII.38	18.25 18.51	0-¼ 0	¼-½ 0	¼-½ 0	¼-½ 0	½-¾ ¼	1 1	17.55	1 ¾-1	¾ ¾	¾ ¾	¾ ¾	¾ ¾	½ ½
26.VII.38	16.53 17.18	¼ 0	¼ 0	½ 0	 0	½ ¼	¾-1 1	16.25 16.50	1 1	¾-1 1	¾-1 1	1 1	¾ ¾-1	¼-½ ½
28.VII.38	11.17 11.20 11.23 11.30	½ ¼ 0 0	½ ¼ 0 ¼	¾ ¼ 0 ¼	 0 ¼	¾ ½ 0-¼ ½		11.28	1	1	1	1		¾
29.VII.38	11.47	¾	¾	¾	¾	¾		11.29 11.40 11.45	1 ½ ½-¾	1 ¾ ¾	1 ¾ ¾	1 ¾ ¾	1 ¾ ¾	
31.VII.38	18.31	¼	¼	½	½	½		18.39 18.46	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	¼ ¼
1.VIII.38	18.54	¼ 0	¼ 0	¼ 0	¼ 0	½ 0	¾	19.01	1 Häutung	1	1	1	1	
8.VIII.38	17.35	0-¼	0-¼	0-¼	0-¼	¼-½			¼-½	¼-½	¼-½	¼-½	1	
10.VIII.38	16.40 16.50 17.25 17.43	0 0 ½ ¼	0 0 ¼ ¼	0 0 ½ ¼	0 0 ¼	½ 0 ¾ ¾	 1 1	16.44 16.51 17.26	1 ¼ 1	1 ¼ 1	1 ¼ 1	1 ¼ 1	1 ¾ 1	½-1 ½-1 ¼-¾
13.VIII.38	17.23 17.40 17.56	0 1 0	0 1 0	0 1 0	0 1 0	½ 1	1	17.32 17.55	¾ ¼	¾ ¼	1 ¼	1 ½	1 ¾	½-¾ ½-1

Wenn Fuchs (1913) angibt, dass die Tag- und Nachtfärbung bei *Astacus* im Gegensatz zu den untersuchten Schizopoden (Keeble und Gamble 1903) nur sehr schwach angedeutet sei, so ist die Gültigkeit dieser Aussage auf adulte Tiere zu beschränken.

Jungtiere der postlarvalen Stadien weisen eine ausgeprägte Tag- und Nachtperiodizität im Zustand der roten und blauen Pigmente auf.

Tabelle 13 gibt einen Vergleich des hungernden Tieres No. 15, das wegen seiner verzögerten Gastrolithenbildung bei der Besprechung der Tabelle 11 bereits aufgefallen war, mit dem Krebs No. 4, der gleichmässig gefüttert wurde und vorerst durch keinerlei Besonderheiten auffiel. Beide Tiere waren seit Anfang Juni im Dunkel der Kiste gehalten worden; die äussern Bedingungen dürfen, abgesehen von der Fütterung, als weitgehend übereinstimmend angenommen werden; die beiden Schalen standen unter dem Wasserverteilungsrohr nebeneinander. Der Gesamteindruck des Hungertieres war mehr und mehr transparent, blassgelb mit roten Tupfen (den Chromatophoren in maximaler Kontraktion). Blaues Pigment war nur in Spuren an den Basen der Gehbeine und in der vordersten Kopfregion zu finden.

Ohne Zweifel hing die gesamte Färbung von der Ernährung des Krebschens ab; denn auch das zweite Hungertier No. 7, das am 31. Juli 1938 eingegangen war, zeigte das gleiche Aussehen und entsprechende Pigmentverhältnisse. Das gefütterte Tier No. 4 war stark pigmentiert und nicht durchscheinend wie No. 15. Seine roten Chromatophoren waren vom 26. Juli 1938 an in einem bis dahin noch nicht beobachteten Zustand. Hatte ich bis dahin die einzelnen Aeste auch bei stärkster Dilatation genau verfolgen können, so waren sie nun nicht mehr zu erkennen, oft sogar nicht einmal mehr das Zentrum der Chromatophoren. Die extreme Dilatation aller roter Pigmente gab den Tieren zusammen mit der Undurchsichtigkeit des Körpers in diesem Zustande ein der Verteilung der roten Chromatophorengruppen entsprechendes, grobfleckiges, gelbrotes Aussehen.

Tabelle 13 gibt nun auch ein besseres Bild vom Verhalten der weissen Chromatophoren. Es ist auffallend, dass die Bewegung der Pigmente manchmal bei roten und weissen Chromatophoren über-

einstimmt, oft aber reziprok abläuft. Ich vermag noch keine Gründe für dieses verschiedenartige Verhalten anzugeben.

Zum Abschluss der Tabellenerläuterung sei noch erwähnt, dass das Fehlen von Zeitangaben in Tabelle 13 auf ein Fehlen dieser Angabe im Protokoll zurückzuführen ist. Aus einem Vergleich der Beobachtungszeiten der Tabellen 12 und 13 können die fehlenden Daten rekonstruiert werden; jedenfalls aber handelt es sich um Zeitpunkte, die nur um Minuten von den nächsten, protokollierten, verschieden sind.

Zu den Faktoren, von denen die Autoren bisher die Gesamtfärbung eines Krebses abhängig machten, kommen auf Grund meiner Beobachtungen einige neue hinzu. Bisherige Faktoren: Vorkommen, Sorte, Anzahl und Verteilung der Chromatophoren bezw. der Pigmentkörner. Als neue Variable ist einzuführen die Körperregion, da die Gesamtfärbung des Tieres auch abhängig ist vom Zustand der Pigmente innerhalb der verschiedenen, ungleich reagierenden Bezirke. Das Beispiel der Hungertiere lehrt, dass ein Komplex von Faktoren vorhanden sein muss, der die Transparenz, resp. Undurchsichtigkeit des Körpers verursacht, und ausserdem ist der Farbeindruck mitbestimmt durch die im Verlaufe der postlarvalen Periode aufgetretene diffuse Gelbfärbung, die vermutlich mit der fortschreitenden Oxydation des Chitins zusammenhängt. Endlich wäre auch die Frage zu prüfen, ob die Pigmente in konstanter Intensität vorhanden sind.

Von grösster Bedeutung aber für die Gesamtfärbung ist die Pigmentverteilung inner- und ausserhalb der Chromatophoren im Momente der Beobachtung. Sie ist abhängig vom Alter der Tiere, von der Jahresperiodizität der Pigmentverteilung, von der Tag- und Nachtperiodizität, ferner von der Umgebung des Tieres, vor allem vom Untergrund, von der Beleuchtung, speziell von der Intensität und der Wellenlänge des Lichtes, von der Temperatur des Wassers und von dessen chemisch-physikalischen Eigenschaften, von der psychischen Verfassung des Tieres und endlich von seinem Ernährungszustand.

Die Entdeckung der Tagesperiodizität durch Keeble und Gamble hat den Weg zu neuen Versuchsanordnungen gewiesen. Die Bedeutung des Futters hatte verschiedene

Forscher interessiert (Bate und Westwood 1868, Möbius 1873, Matzdorff 1883, Gamble 1910); jedoch hatten sie Beziehungen zwischen der Farbe des Futters und der Körperfarbe des Tieres gesucht; Pigmentbeobachtungen an Tieren in verschiedenem Ernährungszustand habe ich meines Wissens als erster durchgeführt. Die gefundenen Beziehungen beweisen die Notwendigkeit, in zukünftigen Versuchsanordnungen neben der Tagesperiodizität und der Wirkung des Untergrundes und der Beleuchtung vor allem auch auf den Ernährungszustand der Tiere Rücksicht zu nehmen.

d) *Grösse.*

In der Periode zwischen der ersten und der zweiten Häutung habe ich beinahe täglich Längenmessungen vorgenommen. Zu diesem Zweck brachte ich die Tiere in die schon beschriebenen kleinen, weissen Porzellanschalen und bestimmte Thorax- und Abdomenlänge mit einem Stechzirkel, dessen Oeffnung ich auf einem Masstab nach Millimetern genau bestimmen konnte, während ich Zehntelsmillimeter abschätzen musste. Die Abschätzungsfehler sind nach meinen Erfahrungen kleiner als die Fehler, die beim Einstellen der Zirkelöffnung auftraten. Die errechneten Mittelwerte sind das arithmetische Mittel aller Längenmessungen eines jeden Tieres, ohne jegliche Fehlerberechnung, die mir nicht gerechtfertigt erschiene.

In Tabelle 14 sind die Messungen übersichtlich zusammengestellt. Aus der relativen Konstanz der Werte schliesse ich, dass zwischen den beiden Häutungen kein Längenwachstum stattfindet; ebenso ist der Cephalothorax von der Rostrumspitze bis zum hintern Rand länger als das Abdomen von dieser Stelle bis zur Spitze der medianen Telsonstacheln.

Dass diese Grössenangaben nur einen relativen Wert für die Tiere und Bedingungen meiner Zucht haben, versteht sich nach meinen Darlegungen der Einflüsse der Aussenbedingungen auf die Entwicklung von selbst; ich habe sie dennoch in voller Ausführlichkeit gegeben, weil Messungen, die mit Bestimmtheit von Tieren dieses Stadiums stammten, bisher fehlten.

TABELLE 14.

Datum der 1. Häutung	1. August		+		30. Juli		5. August		31. Juli		31. Juli		31. Juli	
Mittelwerte	5,36 4,77	10,13	5,59 4,95	10,54	5,49 4,98	10,47	5,43 4,95	10,38	5,62 5,21	10,83	5,50 4,92	10,42	5,65 5,05	10,70
1.8	×						5,6 4,8	10,4						
1938 31.7	5,4 5,0	10,4	+		×		5,1 4,8	9,9	×		×		×	
29.7	5,4 5,0	10,4	5,5 4,8	10,3	5,8 5,1	10,9	5,2 4,8	10,0	5,2 5,3	10,5	5,5 5,1	10,6	5,6 5,1	10,7
29.7							5,2 4,9	10,1						
28.7			5,8 4,9	10,7					5,5 5,3	10,8	5,3 4,8	10,1	5,5 5,1	10,6
27.7	5,3 5,1	10,4					5,2 5,1	10,3						
26.7	5,3 4,7	10,0	5,5 4,7	10,2	5,4 5,0	10,4	5,5 4,5	10,0	5,5 5,1	10,6	5,4 5,1	10,5	5,7 5,2	10,9
25.7									5,7 5,1	10,8	5,4 4,9	10,3		
24.7	5,3 4,7	10,0	5,7 4,8	10,5	5,6 4,7	10,3	5,3 4,8	10,1	5,5 5,0	10,5			5,4 5,0	10,4
24.7	5,5 4,3	9,8	5,6 4,9	10,5			5,5 4,8	10,3			5,7 4,7	10,4	5,6 4,8	10,4
21.7	5,2 4,7	9,9	5,1 4,9	10,0	5,3 5,1	10,4	5,3 4,8	10,1	5,6 5,3	10,9	5,2 4,8	10,0	5,8 5,1	10,9
20.7	5,7 4,5	10,2	5,4 5,0	10,4	5,7 5,2	10,9	5,3 5,0	10,3	5,8 5,2	11,0	5,4 5,1	10,5	5,8 5,1	10,9
19.7	5,5 —	—	5,4 4,8	10,2	5,3 4,8	10,1	5,7 5,2	10,9	5,7 5,3	11,0	5,8 5,3	11,1	5,5 5,0	10,5
18.7	5,2 4,7	9,9	5,6 5,3	10,9	5,6 5,0	10,6	5,6 5,4	11,0	5,6 5,5	11,1	5,5 4,8	10,3	5,8 4,9	10,7
17.7	5,3 5,0	10,3	5,8 5,2	11,0	5,3 5,2	10,5	5,5 5,0	10,5	5,7 5,4	11,1	5,6 5,0	10,6	5,8 5,2	11,0
16.7	5,2 4,8	10,0	6,2 5,3	11,5	5,5 4,8	10,3	5,8 5,3	11,1	6,0 5,2	11,2	5,5 5,0	10,5		
1938 15.7									5,6 5,3	10,9				
14.7	5,4 4,8	10,2	5,5 5,0	10,5	5,4 4,9	10,3	5,7 5,0	10,7	5,7 4,8	10,5	5,7 5,1	10,8	5,7 5,1	10,8
Längenmasse in mm.	Thorax Abdom.	Total	Thorax Abdom.	Total	Thorax Abdom.	Total	Thorax Abdom.	Total	Thorax Abdom.	Total	Thorax Abdom.	Total	Thorax Abdom.	Total
Datum der 2. Häutung	11./12. Juli		11./12. Juli		10./11. Juli		10./11. Juli		10./11. Juli		10./11. Juli		10./11. Juli	
Datum des Schlüpfens	30 Juni od. 1. Juli		30. Juni od. 1. Juli		30. Juni od. 1. Juli		30. Juni od. 1. Juli		30. Juni		30. Juni		30. Juni	
Kontrollnummer	4		7		14		15		11		12		13	

Für weiteres Zahlenmaterial verweise ich einerseits auf Dröscher (1906) und andrerseits auf die völlig abweichenden Beobachtungen und Messungen von Andrews (1907), der in seinen Aquarien mit Tieren der Gattungen *Astacus (leniusculus)* und *Cambarus (affinis)* neben Individuen, die sich entsprechend der bisher bekannten „Normen" entwickelten, solche besass, die durch ausserordentliches Wachstum auffielen und bereits nach vier Monaten geschlechtsreif waren, kopulierten und fortpflanzungsfähige Nachkommen hatten.

e) *Verhalten.*

In diesem Abschnitt werden vereinzelte und oft nur zufällige Beobachtungen zusammengestellt, die aber im Stande sind, die relativ komplizierten Reaktionen dieser Jungtiere aufzuzeigen.

Das Verhalten der Tiere konnte ich nur während der Messungen und Pigmentbeobachtungen feststellen, also in Zeiten stärkster Störung. Selbst in den kleinen Porzellanschalen, in die ich die Tiere jeweils brachte, blieben sie in ständiger Bewegung, so dass die Bestimmung der Länge oft sehr schwierig war. Setzte ich die Zirkelspitze unmittelbar hinter dem Thoraxrand leicht in der Medianen auf den ersten Abdominaltergiten auf, so kam es öfters zu einer kleinen Starre von kurzer Dauer, in welcher das Krebschen mit starr gestrecktem Körper reglos verharrte. Berührte ich aber zuerst das Rostrum, dann reagierten die Tiere durch Fluchtversuche, die in den kleinen Schälchen meist in einer Drehung um die Längsachse des Körpers bestanden. Drei bis fünf Mal entzogen sich die Jungkrebse in dieser Weise der Messung, dann aber griffen sie die Zirkelspitze mit beiden Scheren und bei steil aufgerichtetem Cephalothorax an.

Brachte ich die Tiere an helles Licht, dann gingen sie auf die Suche nach einem schattigen Ort. War der Raum, in dem sie sich bewegen konnten, eng begrenzt, dann bäumten sie sich in Intervallen von 10 bis 20 Sekunden steil auf. In den Zuchtgefässen hielten sie sich am liebsten unter den Aesten der Wasserpflanzen auf, da ihnen Verstecke fehlten.

War ein Jungkrebs bei Fluchtversuchen auf den Rücken zu liegen gekommen, dann konnte er seine Normallage auf drei

verschiedene Arten zurückerlangen. Zwei der Möglichkeiten hat schon VOELKEL (1919) beschrieben.

Entweder beugt der Krebs den ganzen Körper derart stark rückwärts, dass er nur noch auf den Scherenspitzen und den Stacheln des Schwanzfächers ruht. Dann kippt der Körper nach einer Seite und in diesem Moment versucht das Tier mit den Beinen der freien Seite in der Umgebung einen Halt zu finden, mit dessen Hilfe es sich aufrichten kann. Nach meinen Beobachtungen genügt das Kippen allein noch nicht, sondern es ist zum Ueberrollen ein Nach—vorn—strecken einer Schere und ein gleichzeitiges Anlegen der gleichseitigen Gehbeine an den Körper nötig. Im Moment des Kippens bezw. Ueberrollens erfolgt meist ein Abdomenschlag, der die Drehung sicher stellt. Oder aber die Drehung erfolgt nach starken Abdomenschlägen während des Schwimmens, wenn das Aufrichten nach der ersten Methode nicht gelang, oder dem Krebs beide Scheren fehlten. Diese beiden Methoden scheinen unter Berücksichtigung der angegebenen Modifikation bei jungen wie bei adulten Tieren zur Anwendung zu gelangen. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle hatte sich aber der kleine Krebs mit Hilfe des vierten Gehbeinpaares vom Boden abgehoben, sodass er ausserdem nur noch durch die Scheren gestützt wurde. Fehlte ein Bein des vierten Paares, dann stützte das gleichseitige des fünften Paares an seiner Stelle. In dieser Lage zappelte das Tier während einer Weile, zog dann das stützende Bein leicht an, rollte nach einer Seite und kam durch einen Schwimmstoss in normale Lage.

Beobachtete ich die Krebschen bei Nacht unter einer starken Lichtquelle, dann versuchten sie wohl die dunkelste Stelle des runden Gefässes (Petrischale) zu finden, ohne aber die der Lampe genäherte Schalenseite zu meiden, oder sich von der Lichtquelle abzuwenden. Nach den Beobachtungen VOELKELS sind die erwachsenen Krebse negativ phototrop.

Während die Tiere, die den Sonnenstrahlen ausgesetzt waren, dauernd in ihrem Gefäss umherwanderten, jedoch sofort zur Ruhe kamen, wenn ich sie beschattete, konnte ich diese Reaktionen während der Beobachtungen bei künstlichem Licht nicht derart ausgeprägt feststellen. Ich habe am 27. Juli 1938 den Krebs Nr. 12 (vergl. Tab. 12) bei künstlichem Licht beobachtet. Seine über eine Stunde dauernde Wanderung in der Petrischale war nur durch Halte mit und ohne Aufbäumen unterbrochen, wobei ich

lediglich feststellen konnte, dass die Wegstrecken zwischen zwei Halten zu Beginn der Wanderung länger waren, als nach einer Stunde. Eine Beschränkung des Bewegungsraumes oder eine Beeinflussung der Marschrichtung, die durch die Lichtquelle hervorgerufen worden wäre, konnte ich nicht feststellen. Sowohl bei Tag, als auch in der Nacht, habe ich bei Krebschen, die einer starken Beleuchtung ausgesetzt waren, Streichbewegungen über die Seitenflächen des Cephalothorax und vor allem über die Augen beobachtet, die von den Endgliedern des zweiten oder dritten Gehbeinpaares, häufig auch von beiden gleichzeitig ausgeführt wurden. Oft habe ich auch beobachtet, wie die Tiere die Scheren stark einwinkelten und sich bald mit der einen, bald mit der andern an den Maxillipeden zu schaffen machten. Ich vermute, dass es sich dabei um eine Putzbewegung handelt, die aber vor allem durch Lichtreize ausgelöst zu werden schien.

2. Die zweite Häutung, Gastrolithen, Pigmentierung, Grösse, Verhalten.

Gegen Ende der ersten postlarvalen Periode treten im Nackenschild, vereinzelt auch in den Pleuren und auch schon in den Mittelpartien der ersten Tergite des Abdomens mehr weisse Chromatophoren auf, die Zehnder (1935) irrtümlicherweise als Kalkrosetten deutete. Die Anlagen des Telsons und der Uropoden ziehen sich deutlich von der Peripherie der Schwanzplatte zurück und es lassen sich in ihren einzelnen Teilen bereits die spätern Skulpturen erkennen. Wenige Tage vor der Häutung treten auch die Gastrolithen in Erscheinung, deren Bildung bereits besprochen worden ist (Seite 439, Tab. 11). Unmittelbar vor der Häutung verschwinden die blauen Pigmente, und das Krebschen nimmt ein blassrotes Aussehen an.

Die Länge des Intervalles zwischen der ersten und der zweiten Häutung ist, wie dasjenige zwischen Schlüpfen und erster Häutung weitgehend von den äussern Lebensbedingungen abhängig. In der Literatur findet sich immer wieder Chantran (1874) zitiert, der zwischen den beiden Häutungen eine Folge von 20—25 Tagen festgestellt hatte. Bei meinen Zuchttieren des

Jahres 1937 erfolgte die zweite Häutung 36—60 Tage nach dem Abstossen der ersten Exuvie; die Tiere der Zucht von 1938 häuteten sich mit Ausnahme des Hungertieres Nr. 15, das ein Intervall von 26 Tagen aufwies, 20—21 Tage nach der ersten Häutung.

Die Häutungsbedingungen in der Zucht von 1937 mussten zweifellos anormal oder die Tiere in einem sehr schlechten Gesundheitszustand gewesen sein; denn die früher besprochenen Gesetzmässigkeiten (Seite 422 und Tab. 9) fehlten nahezu vollständig, wogegen sie bei den Vorgängen des Jahres 1938, wenn auch an zahlenmässig geringem Material evident in Erscheinung traten. Dass noch im Datum des Häutungsbeginns ein Zusammenhang mit der ersten Häutung nachgewiesen werden kann, lehrt Tabelle 15.

Die starke, bis zu drei Wochen dauernde Verzögerung der Häutung innerhalb ein und desselben Geleges beweist das Krankhafte der Erscheinungen, denn zweifellos ist, wie durch die Zucht des Jahres 1938 bewiesen wurde, auch die zweite Häutung unter „normalen" Verhältnissen für die Tiere jedes Geleges zeitlich fixiert, und das Häuten ist in 1—2 Tagen erledigt (vergl. Tab. 11). In diesem Sinne sind die Zuchten der beiden genannten Jahre nahezu Grenzfälle.

Wenn sich auch in den beobachteten Zuchten die zweite postembryonale Häutung innerhalb eines weiten Intervalles nach der ersten vollzieht, so bin ich doch überzeugt, dass dieses Intervall unter guten Aussenbedingungen auf wenige Tage beschränkt ist und etwa 20 Tage nach der ersten Häutung beginnt.

Die Abnormität der Vorgänge in den Zuchten des Jahres 1937 wurde auch dadurch manifestiert, dass die Mehrzahl der Tiere die Häutung nicht zu vollenden im Stande waren, oder aus andern Gründen eingingen. 1938 haben sich alle Tiere mit einem Ausnahmefall, in welchem das Krebschen seine Antennen nicht aus den Futteralen der alten Cuticula zu befreien vermochte, glatt und innert kürzester Zeit gehäutet. Im Jahre 1937 aber waren solche Fälle, da die Tiere ihre Scheren, Antennen, Augen, Oesophag oder die ganze Kopfpartie nicht befreien konnten, die Regel.

Tabelle 15.

Gelege	Beginn der 1. Häutung	September 1937																				Oktober 1937							
		11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
VIII *l*	30. Juli	1	1	1	1	5	—	—	3	1	—	—	1	—	—	—	—	1											
VIII *q*	6. August					1	—	1	3	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2								
VIII *r*	8. August										1	3	4	1	—	—	—	—	—	—	1								
VIII *t*	8. August								2	—	1	4	3	3	4	3	—	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	1	1
VIII *u*	7. August								1	—	3	1	1	2	1	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	1		
VIII *v*	7. August					2	1	2	1	—	4	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
VIII *w*	8. August										6	9	5	3	3	—	—	1	1	2	1								
Total		1	1	1	1	8	1	3	10	1	17	18	14	9	8	4	—	4	4	2	5	—	—	1	—	—	1	1	2
Temperatur:		13,9	15,7	13,6	13,6	13,9	—	14,9	—	—	13,7	13,8	13,5	13,8	13,6	14,6	—	13,7	13,7	13,8	14,2	14,0	13,6	14,1	14,0	—	—	—	—

Tabelle 16.

Kontroll-No.	Datum des Schlüpfens	Datum der 1. Häutung	Datum der 2. Häutung		Mittelwerte der Längenmasse zw. 1. u. 2. Häutung	Mittelwerte der Längenmasse nach der 2. Häutung	Zunahme	Weitere Angaben Bemerkungen
No.	Schl.	H_1	H_2		M_1	M_2	Z	
4	30. Juni od. 1. Juli	11./12. Juli	1. August	Thorax Abdomen Total	5,36 4,77 10,13	6,04 5,58 11,62	0,68 0,81 1,49	M_2 aus 5 Messungen
14	30. Juni od. 1. Juli	10./11. Juli	30. Juli	Thorax Abdomen Total	5,49 4,98 10,47	6,25 5,60 11,58	0,76 0,62 1,38	M_2 aus 4 Messungen
15	30. Juni od. 1. Juli	10./11. Juli	5. August	Thorax Abdomen Total	5,43 4,95 10,38	5,87 5,50 11,37	0,44 0,55 0,99 !	M_2 aus 3 Messungen Hungertier !
11	30. Juni	10./11. Juli	31. Juli	Thorax Abdomen Total	5,62 5,21 10,83	6,11 6,00 12,11	0,49 0,79 1,28	M_2 aus 4 Messungen
12	30. Juni	10./11. Juli	31. Juli	Thorax Abdomen Total	5,50 4,92 10,42	6,15 5,60 11,75	0,65 0,68 1,33	M_2 aus 2 Messungen
13	30. Juni	10./11. Juli	31. Juli	Thorax Abdomen Total	5,65 5,05 10,70	5,70 5,33 11,03	0,05 0,28 0,33 !	M_2 aus 3 Messungen Zuchtschale am Tageslicht !

Während der zweiten Häutung erfahren der ganze Körper und dessen Anhänge, vor allem aber die Platten des Schwanzfächers eine deutliche Streckung. Tabelle 16 ermöglicht einen Einblick in die Grössenverhältnisse der gehäuteten Tiere.

Die Längenzunahme ist vor allem im Cephalothorax wahrnehmbar, das Abdomen hat sich nur unwesentlich gestreckt, die Zunahme ist bedingt durch die Ausbildung des grossen Schwanzfächers, der, ausgebreitet, die Form eines Trapezes hat, wobei die kleine Grundlinie des Trapezes mit dem Ansatz des Fächers identisch ist. Durch diese Neubildung ändert sich der Charakter des gesamten Aussehens beträchtlich.

In den Tabellen 14 und 16 habe ich die Breite des Cephalothorax und die des Abdomens am zweiten Abdominalsegment nicht berücksichtigt, obwohl ich die entsprechenden Messungen gleichzeitig mit den übrigen Längenbestimmungen durchgeführt habe. Diese Messungen waren nicht sehr genau durchführbar und haben relativ starke Schwankungen ergeben, weil die Tiere gegen seitliche Berührung ihres Körpers ausserordentlich empfindlich waren und immer wieder versuchten, sich durch vehemente Abdomenschläge und Angriffe auf den Zirkel den Messungen zu entziehen. Meine Resultate zeigen nach der ersten Häutung eine durchschnittliche Breite des Thorax von 2,8—3,0 mm und am zweiten abdominalen Segment zur gleichen Zeit eine Breite von 1,8—2,0 mm. Nach der zweiten Häutung betrugen die resp. Masse etwa 2,9—3,1 mm und 2,0—2,2 mm. Von den übrigen Veränderungen im Verlaufe der zweiten Häutung war eine starke Längen- und Breitenzunahme der grossen Scheren augenfällig.

Mit dem Erreichen des dritten Stadiums sieht der Jungkrebs dem adulten Tier weitgehend gleich; vor allem sind die Proportionen des Körpers „grosso modo" die des erwachsenen Tieres.

Die Pleopoden des ersten abdominalen Segmentes sind in ihren Anlagen schwach erkennbar, jedoch fehlen die Genitalöffnungen noch immer.

Die Pigmentverhältnisse sind im Grossen und Ganzen dieselben wie im vorhergehenden Stadium; immerhin weisen jetzt alle Thoracal- und Abdominalbeine vereinzelte rote Chromatophoren auf, und die weissen Farbstoffträger haben auf der dorsalen Seite

des Körpers, wo sie noch ausschliesslich auftreten, eine Vermehrung und stärkere Verbreitung gefunden. Sie liegen im Nackenschild dichter und kommen auch in den mittleren Partien der abdominalen Tergite gehäuft vor; ausserdem fand ich welche in den Seitenpartien des Körpers, mit Ausnahme der ovalen Bezirke des Cephalothorax, und vereinzelt und unregelmässig treten sie an der Dorsalseite aller Teile des Schwanzfächers auf.

Auffällig ist die Ruhestellung des Krebses in diesem Stadium; er trägt sein Abdomen nicht mehr gestreckt, sondern meist ventral umgeschlagen und drückt sich in den Zuchtgläsern und auch in den kleinen Porzellanschalen so in eine Kante, dass die Gehbeine der einen Körperseite am Boden, die der andern aber an der Gefässwand stützen. In entsprechender Weise geht er auch den etwas geneigten Wänden der Zuchtgläser entlang.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

I. Beiträge zur Biologie adulter Tiere.

1. An erwachsenen Krebsen habe ich einen deutlichen Thigmotropismus beobachtet, der in den seitlichen Körperpartien und den Tergiten des Abdomens besonders stark ausgeprägt zu sein scheint.

2. Der Kannibalismus unter Tieren gleichen oder verschiedenen Geschlechtes konnte durch Abgabe reichlicher und regelmässiger Fleischnahrung nicht vollständig unterdrückt werden.

3. Unter den Bedingungen meiner Versuche blieben die Krebse nur während einiger Monate am Leben. Vor dem Tode verliessen die Tiere ihre Schlupfwinkel und legten sich mehrheitlich im freien Bassin auf den Rücken.

4. Einzelheiten der Begattung werden Seite 396—399 dargestellt.

5. Eigene Beobachtungen haben diejenigen Voelkels bestätigt, dass ein Krebsmännchen innerhalb einer Geschlechtsperiode mehrere Weibchen begatten kann.

6. Die Eiablage erfolgte in den von mir beobachteten Zuchten innerhalb des von Chantran angegebenen Intervalls von 2—45 Tagen nach der Kopulation.

II. Ei- und Embryonalhüllen.

7. Wenn das Ei den Ovidukt verlässt, ist es von einer feinen Hülle, dem Chorion umgeben. Nach dem Eindringen eines Spermatozoons bildet sich um die Eizelle eine Befruchtungsmembran (Dottermembran), die sich von innen dem Chorion dicht anlegt. Um diese beiden Hüllen entsteht aus dem Sekret des Brutraumes eine Aufhängemembran, die sich in einen Stiel auszieht und das Ei an den Haaren der Pleopoden und der Abdomenunterseite aufhängt.
Ob das Sekret, das den „Brutraum" erfüllt, nur in den Abdominaldrüsen, oder auch im Ovidukt ausgeschieden wird, kann noch nicht definitiv gesagt werden.

8. Ungefähr im Naupliusstadium des Embryos findet eine erste Häutung statt, der im Moment des Schlüpfens eine zweite folgt.

9. Der Embryo ist also unmittelbar vor dem Schlüpfen von fünf Hüllen umgeben.

10. In Schnitten habe ich im Naupliusstadium noch den etwas exzentrisch gelagerten Zentralkörper des Dotters gefunden.

III. Künstliche Zucht.

11. Entgegen der Angaben und Erfahrungen der Autoren habe ich in einer Reihe von Jahren Krebseier, die vom Muttertier losgelöst waren, zur Entwicklung und die Embryonen unter gewissen Bedingungen (vergl. Seite 420—423) zum Schlüpfen bringen können. Die geschlüpften Tiere entwickelten sich weiter und vollzogen die erste und zweite postembryonale Häutung.

IV. Embryonalentwicklung.

12. Im Verlaufe der Entwicklung des Flusskrebses habe ich Phasen besonderer Empfindlichkeit für äussere Einflüsse festgestellt, so während und unmittelbar nach der Furchung, vor allem im Zeitpunkt der ersten Anlage des Embryos im Ei, dann wieder im Naupliusstadium, beim Schlüpfen, bei den Häutungen und besonders stark nach der zweiten postembryonalen Häutung.

V. Schlüpfen.

13. Aus den am Muttertier befestigten Eiern schlüpfen die Larven meist ohne nennenswerte Verluste und innerhalb weniger Minuten oder Stunden. Ebenso rasch und verlustlos geht der Akt bei künstlich aufgehängten Eiern vor sich, während die Embryonen aus Eiern, die auf dem Boden der Zuchtgefässe lagen, oft mehrheitlich nicht zum Schlüpfen kamen, wenn sich auch, verspätet, noch ein dorsaler Querriss in den Eihüllen bildete.

14. Das Schlüpfen scheint innerhalb der Schlüpfperiode gleichmässig über Tag und Nacht verteilt vor sich zu gehen.

15. Die Embryonen sind dabei nur während einer beschränkten Zeit schlüpfbereit. Das Schlüpfen erfolgt innerhalb eines gesunden Geleges gleichzeitig oder innerhalb eines Intervalles von 1—2 Tagen. Verzögerungen im gesamten oder im individuellen Verlauf des Schlüpfens weisen auf Krankheit oder Anomalien hin.

16. Die Befreiung aus dem Ei wird durch einen, in Bezug auf den Embryo, dorsalen Querriss der Hüllen eingeleitet. Der Embryo wird ohne bemerkenswerte eigene Mithilfe rückenvoran befreit und fällt infolge seines Körpergewichtes aus den leeren Hüllen. Dabei halten die einrollenden Ränder der drei äussersten Eihüllen die Naupliushaut und die im Moment des Schlüpfens abzustossende Cuticula fest. Diese praelarvale Cuticula wird der herausfallenden Larve über das Abdomen

und über die Scherenbeine abgezogen. Am Abdomenende der geschlüpften Larve bleibt sie mit einem Sekret aus besonderen Drüsen festgeheftet und an den Scherenenden, die eingebogene hakenförmige Zähne aufweisen, bleibt die umgestülpte Hülle hängen, während die cuticulären Futterale über die übrigen Körperteile unbehindert abgestreift werden können.

Damit ist mit Bestimmheit festgestellt, dass die Larve automatisch und sicher an den leeren Eihüllen und damit am Muttertier aufgehängt wird.

17. Die schlüpfenden Jungen sind mit typischen larvalen Organen ausgerüstet (Scherenhaken und Telsonstacheln), die bei der ersten postembryonalen (= larvalen) Häutung verloren gehen.

VI. Schlüpfen — erste Häutung.

18. Unter den Bedingungen meiner Zuchten häuteten sich alle gesunden Larven von *Astacus fluviatilis* im Jahre 1937: 16—17 Tage, im Jahre 1938: 10—11 Tage nach dem Schlüpfen.

19. Das Intervall Schlüpfen — Häuten erstreckte sich im Jahre 1937 für Larven von *Astacus torrentium* über 17—19 Tage.

20. Es besteht eine genaue zeitliche Abhängigkeit dieser beiden Ereignisse, indem sich alle Larven, die sich am ersten Tag der Schlüpfperiode eines Geleges aus den Hüllen befreiten, am ersten oder zweiten Tag der Häutungsperiode dieses Geleges häuteten, die des zweiten Schlüpftages am zweiten oder dritten Häutungstag usw. Etwa vom vierten Tag an verschwinden diese Gesetzmässigkeiten; das Schlüpfen ist bereits verzögert und damit anormal.

21. Bis zur ersten postembryonalen Häutung weisen alle Tiere einen Rest von Nahrungsdotter auf.

22. 4—10 Tage vor dieser Häutung beginnt der Aufbau der Gastrolithen, deren Grössen- und Dickenzunahme infolge der Durchsichtigkeit des Rückenpanzers und der seitlichen Lage der Larven beobachtet werden kann.

23. Die Gastrolithen gelangen nach der Häutung in den Magen und werden dort im Verlaufe von 24 Stunden abgebaut.

VII. Zweite Häutung.

24. In meinen Zuchten des Jahres 1937 erfolgte die zweite Häutung 20—60 Tage, in denen des Jahres 1938 20—26 Tage nach der ersten Häutung.

25. Nach der zweiten Häutung hat der Jungkrebs die Proportionen und Formen des adulten Tieres erworben; sein Schwanzfächer hat nun endgültige Gestalt.

VIII. Grösse der Tiere.

26. Frisch abgelegte Eier von *Astacus fluviatilis* haben einen Durchmesser von 2,5—2,8 mm, der im Verlaufe der Embryonalentwicklung bis auf maximal 3,4 mm zunimmt.

Frischgeschlüpfte Larven haben einen stark gekrümmten Körpers der sich im Verlaufe der ersten postembryonalen Lebensperiode zusehend, streckt.

Nach der ersten Häutung haben die Tiere eine durchschnittliche Körperlänge von 10,5 mm (von der Rostrumspitze bis zu den Spitzen der Telsonstacheln) erreicht und nach der zweiten Häutung eine solche von 11,6 mm.

IX. Färbung.

27. In der Endphase der Embryonalentwicklung erscheinen im Embryo die ersten roten Chromatophoren. Ihre Zahl wird bis zum Schlüpfen und unmittelbar danach vergrössert. Am zweiten Tag nach dem Schlüpfen habe ich starke blaue Pigmente festgestellt, die am letzten Tag vor der ersten Häutung wieder verschwanden.

28. Nach der ersten Häutung waren die roten Chromatophoren wieder vermehrt und die blauen Pigmente erschienen wieder.

Die roten Chromatophoren weisen in verschiedenen Gebieten des Körpers morphologische und physiologische Unterschiede auf. Nach der ersten Häutung treten erstmals weisse Chromatophoren im Gebiete des Nackenschildes in Erscheinung; etwas später beginnt sich das Chitin des Körpers gelb zu färben.

29. Nach der zweiten Häutung erscheinen die ersten roten Chromatophoren auf der Ventralseite des Körpers, die bis dahin infolge lokaler Pigmentansammlungen an den Basen der Gehbeine fein blau getönt war. Rote und vor allem weisse Chromatophoren haben an Zahl zugenommen.

30. Versuche haben gelehrt, dass Jungkrebse der beschriebenen Stadien eine deutliche Tag- und Nachtfärbung aufweisen.

31. Bei bisherigen Färbungsuntersuchungen ist der Ernährungszustand der Tiere nie berücksichtigt worden; er hat jedoch fundamentalen Einfluss auf die Gesamtfärbung.

32. Die Gebiete mit morphologisch verschiedenen roten Chromatophoren zeigen auf Lichtreize unterschiedliche Reaktionen. Die weissen Chromatophoren verhalten sich in der Pigmentbewegung ungefähr reziprok zu den roten.

VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

1907. ANDREWS, E. A. *The Joung of the Crayfishes Astacus and Cambarus.* Smithsonian Contributions to Knowledge, Vol. 35, S. 5-79, 1 Textfig., 9 Tafeln.

1824. AUDOUIN, M., im Dictionnaire classique d'Hist. naturelle, T. VI, S. 60.

1868. BATE, C. Sp. und WESTWOOD, I. O. *A history of the British sessile-eyed Crustacea.* (Zitat: Vol. 2, S. 381). London, John van Voorst. 2 Bände.

1932. BAUMANN, H. *Die postembryonale Entwicklung von Potamobius astacus L. bis zur zweiten Häutung.* Zs. wiss. Zool., Bd. 141, S. 36-51, 18 Textabb.

1870. VAN BENEDEN, E. *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés.* Bull. Acad. R. Belgique, Sér. 2, T. 29.

1870. VAN BENEDEN, E. et BESSELS, E. *Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes.* Mém. cour. et Mém. Sav. étrang. Acad. R. Belgique, T. 34, S. 1-59, 5 Tafeln.

1913. BINFORD, R. *The germ-cells and the process of fertilization in the crab Menippe mercenaria.* J. Morph. Philadelphia, Vol. 24, S.147-202, 9 pl. Zitiert nach Krumbach-Kükenthal 1926, Crustacea, S. 509.

1829-1833. BRAND und RATZEBURG. *Medizinische Zoologie.* Bd. II, S. 58-70.

1875. BRAUN, M. *Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung des Astacus fluviatilis.* Arbeiten Zool. Inst. Würzburg II, S. 121-166, 2 Tafeln.

1877. —— *Zur Kenntnis des Vorkommens der Speichel- und Kittdrüsen bei den Dekapoden.* Arbeiten Zool. Inst. Würzburg III, S. 472-479, Tafel XXI.

1869. CARBONNIER, P. *L'écrevisse.* Paris.

1870. CHANTRAN, S. *Observations sur l'histoire naturelle des écrevisses.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 71, S. 43-45.

1871. —— *Nouvelles observations sur le développement des écrevisses et sur la régénération des membres.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 73, S. 220-221.

1872. —— *Sur la fécondation des écrevisses.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 74, S. 201-202.

1874. —— *Observations sur la formation des pierres.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 78, S. 655-657.

1908. CHIDESTER, F. E. *Notes on the daily life and food of Cambarus bartonius bartoni.* Amer. Naturalist, Vol. 42, S. 710-716.

1910. DOFLEIN, F. *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen.* Festschrift für Richard Hertwig, Bd. 3, S. 215-292, 16 Textabb., 4 Tafeln.

1906. DRÖSCHER, W. *Der Krebs und seine Zucht.* J. Neumann, Neudamm.

1905*a*. DE DROUIN DE BOUVILLE, R. *Observations sur la reproduction chez l'écrevisse. Epoque et fréquence des accouplements.* C.R. Soc. Biol. Paris, T. 57, S. 917-919.

1905*b*. —— *Observations sur la reproduction chez l'écrevisse. Conditions d'accouplement favorables.* C.R. Soc. Biol. Paris, T. 57, S. 919-921.

1843. ERDL, M. P. *Entwicklung des Hummereies von der ersten Veränderung im Dotter bis zur Reife der Embryonen dargestellt.* C.R. Acad. Paris, T. 17, S. 321-322.

1935. FAGE, L. *Remarques sur la mue des crustacés.* Arch. Mus. Paris, T. 12, Sér. 6, S. 363-375.

1917. FASTEN, N. *Male reproductive organs of Decapoda with special reference to Puget Sound forms.* Publ. Puget Sound Mar. Stat., Bd. 1, S. 285-307, Tafeln 71 u. 72.

1913. FUCHS, R. F. *Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere.* Hdb. d. vergl. Phys., Bd. 3, S. 1285-1368.

1910. GAMBLE, F. W. *The relation between light and pigment-formations in Crenilabrus and Hippolyte.* Quart. J. Micr. Sc., Vol. 55 (New Ser.), S. 541-583.

1709. GEOFFROY, le jeune. *Observations sur les écrevisses de rivière.* Hist. Acad. R. Sc. Paris, S. 309-314.

1931. GRAVIER, Ch. *La ponte et l'incubation chez les Crustacés.* Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 10, T. 14, S. 303-418.

1857. HAECKEL, E. *Über die Gewebe des Flusskrebses.* Müllers Archiv f. Anatomie, S. 469-568, 2 Tafeln.

1911. HERRICK, F. H. *Natural history of the American lobster (Hom. americanus).* Bull. Bur. Fish, Vol. 29.

1881. HUXLEY, T. H. *Der Krebs.* F. A. Brockhaus, Leipzig, S. 1-300, 82 Abb.

1903. KEEBLE, F. and GAMBLE, F. W. *The colour physiology of higher Crustacea.* Proc. R. Soc. London, Bd. 71, S. 69-71, Abstract.

1906. KOLTZOFF, N. K. *Studien über die Gestalt der Zelle. 1. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellgestalt.* Arch. mikr. Anat., Bd. 67 (3), S. 364-572.

1902. Korschelt, E. und Heider, K. *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.* Allg. Teil. 1. u. 2. Liefg.

1935. —— —— *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.*

1934. Krainska, M. K. *Recherches sur le développement d'Eupagurus prideauxi Leach. I. Segmentation et gastrulation.* Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettr., Sér. B, Sc. Nat. (II), S. 149-165, 3 Textfig., 1 Tafel.

1926. Krumbach, T. *Handbuch der Zoologie*, gegründet von W. Kükenthal, zitiert als Krumbach-Kükenthal. Gruyter, Berlin u. Leipzig, Bd. 3, 1. Teil, S. 840-1038.

1910. Lampert, K. *Das Leben der Binnengewässer.* Leipzig.

1823. Leach. *Dictionnaire des sciences naturelles.* T. XXVIII, S. 308.

1854. Lereboullet, A. *Résumé d'un travail d'embryologie comparé sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse.* Ann. Sc. nat. (Zoologie) (Sér. 4), Paris, T. 1, S. 237-289 und T. 2, S. 39-80.

1860. —— *Recherches sur le mode de fixation des œufs aux fausses pattes abdominales dans les écrevisses.* Ibidem, Sér. 4, T. 14, ebenso C.R. Paris, T. 52 (Zool.).

1862. —— *Recherches d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse.* Mém. Sav. étrang. Acad. Sc. Inst. Imp. France, Paris, T. 17, S. 447-790, 6 Tafeln.

1928. Manton, S. M. *On the embryology of a mysid crustacean Hemimysis lamornae.* Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 216, S. 363-455.

1883. Matzdorff, C. *Über die Farbe von Idothea tricuspidata Desm.* Jena. Zs. f. Natwiss., Bd. 16, N.F. Bd. 9, S. 1-58.

1877. Mayer, P. *Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden.* Jena. Zs. f. Natwiss., Bd. 11, N.F. Bd. 4, S. 188-269, 2 Tafeln.

1911. Menke, H. *Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht und Stoffwechsel.* Arch. f. ges. Phys. Mensch u. Tiere, Bd. 140, S. 37-91, 1 Tafel.

1880. Micha. *Der Flusskrebs.* Deutsche Fischereizeitung.

1873. Möbius, K. *Die wirbellosen Tiere der Ostsee.* Jahrb. d. wiss. Kom. Unters. Meere, Kiel für 1871, 1. Jahrgang.

1901. Ortmann, A. *Decapoda*, in: *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, S. 752-1319.

1926. Pesta, O. *Decapoda*, in: *Biologie der Tiere Deutschlands*, herausgeg. von P. Schulze. Bornträger, Berlin, 17. Liefg., S. 19-58.

1829. Rathke, H. *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebses.* L. Voss, Leipzig.

1886. Reichenbach, H. *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses.* Abhandlg. d. Senckenberg. Natf. Ges. Frankfurt a./M., Bd. 14, Heft 1, S. 1-120, 14 Tafeln.

1924. Ringel, M. *Zur Morphologie des Vorderdarmes (Schlund und Magen) von Astacus fluviatilis.* Zs. wiss. Zool., Bd. 123, S. 498-554.

1755. Roesel von Rosenhof, A. J. *Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigung*, 3. Teil, Nürnberg.

1872. Robin. (Referat über die Arbeit von Chantran 1872, siehe Chantran 1872.)

1665. Sachs a Lewenheimb. *Gammarologia s. Gammarorum vulgo Cancrorum consideratio.* Zitiert nach Voelkel 1919.

1892. Schiemenz, P. *Der Flusskrebs.* Deutsche Fischereizeitung.

1916. Schikora, F. *Die Wiederbevölkerung der deutschen Gewässer mit Krebsen.* Hübner, Bautzen.

1893. Schillinger, A. *Der Krebs als Aasfresser.* Allg. Fischereizeitung, Jahrg. 18, No. 7, S. 114-115.

1911. Skorikow, A. S. und Redikorzew, W. W. *Über eine neue Drüse des Flusskrebses, Potamobius astacus Leach.* Zool. Anz., Bd. 37, S. 420-424.

1923. Sollaud, E. *L'embryogénie des crustacés décapodes de la sous-famille des Palaemoninae.* Thèse Fac. Sc. Paris. Ed. Bull. Biol. France et Belgique, S. 1-231, 17 Textfig., 5 Doppletafeln.

1872. Steffenberg, A. *Bidrag till Kännedomen om flodkräftans naturalhistoria.* Diss. Upsala, Auszug in Zoological Record IX.

1929. Terao, A. *On the embryonic development of the spiny lobster, Panulirus japonicus.* Japan. Journ. Morph., Vol. 2, No. 4, S. 388-449, 5 Tafeln.

1882. Vitzou, A. N. *Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les crustacés décapodes.* Arch. Zool. expér. et gén., T. 10, S. 451-576, 6 Tafeln.

1919. Voelkel, H. *Beiträge zur Biologie des Flusskrebses (Potamobius astacus Leach).* Diss. Marburg.

1870. Waldeyer. *Eierstock und Ei, ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane.* Engelmann, Leipzig. 160 Seiten, 6 Tafeln.

1935. Zehnder, H. *Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebses.* Diss. Univers. Zürich, Acta zoologica, Bd. XV, Stockholm, S. 262-300, 23 Textabbildg., 25 Tafeln.

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 47)

Mai 1940.

Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse

tenue à Neuchâtel les 9 et 10 mars 1940,

sous la présidence du

Prof. Jean G. BAER

Samedi 9 mars 1940

ASSEMBLÉE ADMINISTRATIVE.

16 h. 15. Le président annuel, après avoir souhaité la bienvenue aux participants, déclare l'assemblée ouverte et donne lecture de son rapport.

Rapport sur l'activité de la Société zoologique suisse pendant l'année 1939/40.

Dans le courant de l'année statutaire 1939-40, la Société zoologique suisse a convoqué ses membres à deux reprises: à l'Assemblée générale au printemps dernier à Bâle, dont le compte rendu a paru dans le Bulletin-annexe du tome 46 de la *Revue suisse de Zoologie*; et à la réunion d'été à Locarno, où devait se réunir la Société

helvétique des Sciences naturelles. Cette réunion, comme vous le savez, a été renvoyée par suite de la mobilisation générale. Notre société s'y était associée comme dans le passé, avec la Société entomologique suisse; le programme commun comportait trois communications seulement, une du professeur H. BLUNTSCHLI de Berne et deux du D[r] P. VONWILLER de Moscou. A notre grand regret, les résumés de ces communications ne paraîtront pas dans les Actes, le professeur BLUNTSCHLI ayant préféré réserver son travail pour une autre occasion et le D[r] VONWILLER n'ayant pu être atteint par notre lettre.

Nos rapports avec le comité central de la Société helvétique des Sciences naturelles ont été, comme toujours, empreints du plus cordial esprit de collaboration. Par lettre datée du 25 avril dernier, le Président central nous avisait que les Chambres fédérales avaient voté à la Société zoologique suisse une subvention de 1500 francs, il ajoutait cependant que ce subside était susceptible d'augmentation, encore dans le courant de l'année, et nous fûmes effectivement avisés le 19 septembre qu'une allocation supplémentaire de 1000 francs nous avait été accordée par les Chambres. Il s'ensuit que pour l'année 1939, le subside fédéral destiné à notre Société, a été de 2500 francs, somme qui fut versée intégralement à la *Revue suisse de Zoologie.* Enfin, par lettre du 11 janvier dernier, le Département fédéral de l'Intérieur nous faisait savoir que le budget fédéral, voté pour 1940, prévoyait une subvention de 2500 francs en notre faveur. Ainsi se trouve rétablie la subvention qui nous avait été allouée régulièrement pendant treize ans, de 1920 à 1933, et qui depuis 1934 avait été réduite successivement à 2000 francs puis à 1500 francs.

Nous manquerions à notre devoir en n'exprimant pas au Département de l'Intérieur nos plus sincères remerciements. Ces sommes votées par les Chambres fédérales ont permis et permettront encore cette année la publication de notre organe officiel, le seul périodique national auquel les zoologistes suisses puissent apporter le fruit de leurs recherches. La *Revue suisse de Zoologie*, fort appréciée et répandue à l'étranger, y jouit d'une réputation qui honore le pays tout entier.

Si l'avenir immédiat de notre organe est assuré, nous ne pouvons prévoir ce que la suite nous réservera. Cependant, les sacrifices financiers que nous devrons consentir nous seront d'autant plus

faciles à supporter qu'ils contribueront, pour leur part aussi, à assurer la défense de notre liberté.

Le 4 octobre 1939 est sorti de presse le dernier fascicule du tome 46 de la *Revue suisse de Zoologie*. Ce tome renferme, à côté des travaux présentés à notre assemblée annuelle de Bâle, onze mémoires originaux, et comprend 580 pages et 13 planches hors texte. Nous exprimons au comité de rédaction nos remerciements les plus chaleureux pour son travail de dévouement désintéressé qui permet de maintenir la tenue impeccable caractéristique de notre périodique.

Il est compréhensible que le conflit actuel ait interrompu les recherches que poursuivaient nos collègues ou leurs élèves, dans les stations de Zoologie maritimes. A Roscoff, la table suisse fut occupée par M. H. Reinhardt, cand. phil., de Bâle, qui y travailla du 18 juillet au 4 août sur les Némertiens. Le Dr H. Zeller, de Zurich, devait occuper la table suisse à la Station de Naples, du 1er juillet au 15 octobre, afin de poursuivre des recherches sur les Nudibranches. Il dut rentrer en Suisse le 1er septembre. C'est encore à cause des circonstances actuelles qu'il a fallu renvoyer le cours de vacances prévu à Naples, l'automne dernier.

Les recherches zoologiques au Parc National n'ont pu être poursuivies que très partiellement. Le professeur Duerst a reçu plusieurs cadavres d'animaux trouvés morts et expédiés à Berne par les soins des gardes-frontière chargés de la surveillance du Parc. Seul le Dr Pictet a séjourné dans la région d'Il Fuorn et dans le Val Mustaïr afin de compléter son étude sur certaines races alpines de Lépidoptères. Les autres travaux ont été interrompus par la mobilisation.

Notre participation à l'exposition nationale de Zurich constituant la section « Zoologie », dans le pavillon des Universités, a eu le plus franc succès. Un comité formé des professeurs Baltzer, Strohl et Steiner, s'est chargé de coordonner et de solliciter les envois des exposants et de les grouper en un tout harmonieux. Un court rapport avec photographie de cette exposition, paraîtra en annexe au présent rapport et constituera un souvenir permanent pour nos membres. Ce comité provisoire a su mener à bien une tâche ingrate et difficile; il a fallu vaincre de nombreux obstacles et aplanir les divergences de vues qui se sont élevées entre les exposants et les organisateurs de l'exposition. Ce comité a droit à toute notre

reconnaissance et à nos félicitations. Nous voudrions en particulier exprimer au professeur H. Steiner auquel incombait la rude tâche de l'organisation matérielle des vitrines et des accessoires ainsi que leur déménagement ultérieur, nos sincères remerciements. Nous lui devons une bonne part de la réussite de notre exposition.

Dans le courant de l'année écoulée, la Société zoologique suisse s'est associée aux jubilés de deux de ses membres. Le 27 mai dernier, le Dr A. Pictet fêtait ses 70 ans, occasion à laquelle il lui fut envoyé une lettre de félicitations, et le 3 décembre, le Dr F. Sarasin célébrait son 80me anniversaire. Une adresse imprimée lui fut remise au nom de notre Société.

La mort hélas! nous a privé de deux de nos collègues. Le 4 juillet s'éteignait dans sa 94me année, le D^r^ Ed. Bugnion, doyen d'âge de notre Société, et le 2 décembre, ce fut le Dr Jean Roux qui fut brutalement enlevé après une courte maladie.

Le Dr Bugnion, retiré à Aix-en-Provence depuis plus de vingt ans, ne fréquentait plus nos réunions où il s'était fait connaître autrefois par ses travaux entomologiques. Il fut professeur d'anatomie normale et d'histologie successivement à Berne puis à Lausanne.

Le Dr Jean Roux nous a été enlevé en pleine activité scientifique à l'âge de 63 ans. Zoologiste distingué et muséologue connu, son activité au sein de notre Société n'a jamais fléchi. Il fut notre délégué pendant de nombreuses années auprès du Sénat de la Société helvétique des Sciences naturelles, et présida notre assemblée générale à Bâle en 1918. Son absence parmi nous aujourd'hui se fait cruellement sentir: nous avions tellement l'habitude de son accueil cordial et affectueux. Romand, émigré de bonne heure à Bâle, il sut toujours, grâce à ses connaissances approfondies de nos langues nationales, mettre du liant dans nos réunions. Il inspirait la confiance et particulièrement aux jeunes, nouveaux venus, quelque peu intimidés, qu'il savait mettre à l'aise par sa cordialité. Dans un récent article nécrologique que le Dr F. Sarasin consacre à son ami, un trait surtout nous le fait revivre. Jean Roux, pendant son séjour aux îles Loyalty, réunissait le soir, autour du feu, les enfants des villages et les faisait chanter leurs chants de toujours. Seul un homme possédant des qualités humaines aussi développées, et c'était là le secret de son charme, pouvait arriver à pareil résultat avec des indigènes dont le naturel est timide et farouche.

Nous avons à enregistrer avec regrets les démissions suivantes: MM. H. Kreis, J. Smith et K. Hoffmann de Bâle et H. Lagotala de Genève. Nous allons par contre proposer à vos suffrages, tout à l'heure, 13 nouveaux membres, grâce auxquels l'effectif de notre Société sera porté à 158 membres.

Avant de déposer le mandat que vous avez bien voulu nous confier, nous tenons à vous informer que le 30 décembre dernier marqua le 25me anniversaire d'entrée en fonctions de notre dévoué secrétaire général et trésorier, le Dr R. de Lessert. Nous l'en félicitons bien sincèrement et lui exprimons toute notre reconnaissance pour la façon dont il gère, depuis un quart de siècle, notre modeste fortune et nous formons le vœu que son activité si utile se poursuive encore longtemps parmi nous.

Rapport du Trésorier et des Commissaires vérificateurs

L'état de santé de notre dévoué caissier ne lui permettant pas d'assister à la séance, le président annuel donne lecture de son rapport:

Recettes.

Solde 1938	Fr.	1.030,88
Cotisations	»	836,63
Intérêts titres	»	238,10
Subvention fédérale	»	2.500,—
Total des recettes	Fr.	4.605,61

Dépenses.

Frais généraux	Fr.	177,10
Subsides accordés	»	700,—
Subside fédéral versé à la *Revue suisse de Zoologie*	»	2.500,—
Solde à nouveau	»	1.228,51
Total des dépenses	Fr.	4.605,61

Capital au 1er décembre 1939.

Fr. 4.000 Oblig. 3½% Ville de Genève 1937 . .	Fr. 3.400,—
3 feuilles de coupons 3% Ch. Fer Lombards . .	» —
10 Oblig. Ch. Fer Danube-Save-Adriatique . . .	» 60,—
Fr. 2.019,15 Créance Banque d'Escompte Suisse .	» 80,—
Livret S.B.S.	» 1.267,20
	Fr. 4.807,20

Sur rapport des vérificateurs des comptes, MM. J. de Beaumont et P. Bovey, ces comptes sont adoptés et décharge est donnée au caissier.

Sur proposition du caissier, l'assemblée générale décide d'employer le solde de Fr. 1.228,51 de la façon suivante:

Frais généraux	Fr. 278,51
Subvention à la Station de Sempach.	» 150,—
Subvention à la *Revue suisse*	» 600,—
Tirés à part de la *Revue suisse*	» 100,—
Versement au livret S.B.S.	» 100,—

Les candidats suivants sont présentés et élus à l'unanimité par l'assemblée générale:

Mlle Jacqueline Neeser, Station Zoologique, Genève; Dr Gian Töndury, Anatomisches Institut, Universität, Zürich; M. H. Lutz, cand. phil., Zoologisches Institut, Universität, Zürich; M. Lüscher, cand. phil., Zoologisches Institut, Basel; W. Ochsé, cand. phil., Zoologisches Institut, Basel; S. Rosin, cand. phil., Zoologisches Institut, Bern; O. Schmelz, médecin-dentiste, rue du Bassin, Neuchâtel; M. Wildhaber, pharmacien, rue de l'Orangerie, Neuchâtel; Dr J. Szepsenwol, Buenos-Aires; Mlle Heidi Sandreuter, cand. phil., Aeschenstrasse 20, Basel; Ernst Sutter, cand. phil., Lenzgasse 6, Basel; Ernst Bösiger, cand. phil., Hardstrasse 95, Basel; Dr Hans Güntert, Fribourg.

C'est au tour de Berne d'assumer le comité annuel de notre Société, dont le comité suivant a été proposé pour la période 1940/41:

Prof. Dr F. Lehmann, *président*,
Prof. Dr O. Morgenthaler, *vice-président*,
Prof. Dr M. Holzapfel, *secrétaire*.

Ce nouveau comité est nommé à l'unanimité des membres présents. Le professeur J. Kälin est désigné pour la période 1940/45 comme délégué de notre Société au Sénat de la S.H.S.N. et le professeur H. Steiner comme suppléant. Le trésorier et les vérificateurs des comptes sont confirmés dans leurs fonctions par acclamation.

SÉANCE SCIENTIFIQUE

(17 h. 30)

Dr E. Gromier (Chambéry): *Les dangers de disparition de la faune africaine et les moyens de l'enrayer.*

A. Schifferli (Bâle-Sempach): *Beobachtungen am Nest eines Alpen-Krähen-Paares (Pyrrhocorax pyrrhocorax L.).*

A 20 heures, un dîner en commun offert par le Comité annuel, réunit 45 participants au restaurant de la Maison des Halles. Au cours de celui-ci un télégramme fut envoyé au Dr E. Penard, président d'honneur.

Dimanche 10 mars.

SÉANCE SCIENTIFIQUE

(8 h.)

E. Hadorn (Zurich): *Prädetermination des Letalitätsgrades einer Drosophila-Rasse durch mütterlichen Genotypus.*

H. Hediger (Berne): *Zum Begriff der biologischen Rangordnung.*

A. Pictet et A. Ferrero (Genève): *Hérédité de l'anophthalmie chez le Cobaye Cavia aperea.*

R. Geigy et W. Ochsé (Bâle): *Schnürungsversuche an Larven von Sialis lutaria L.*

E. Stoll (Zurich): *Neue Beobachtungen über die Ernährungsorgane der protobranchiaten Muscheln.*

J. Neeser (Genève): *Masculinisation de Lézards castrés (Lacerta viridis) par greffe de testicules.*

G. Töndury (Zurich): *Über Halbseitenentwicklung bei Tritonen.*

F. E. Lehmann (Berne): *Polarität und Reifungsteilung bei zentrifugierten Tubifex-Eiern.*

P. Gasche (Bâle): *Beeinflussung der Umwandlungsgeschwindigkeit von Salamandra salamandra L.*

S. Rosin (Berne): *Unterschiede der Pigmentzellen- und Pigmentmusterbildung bei Tritonenlarven mit Axolotl-Implantaten.*

A. Portmann und E. Sutter (Bâle): *Über die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln.*

* * *

13 h. 30: Un déjeuner réunit 35 participants avec les autorités cantonales, communales et universitaires, au Restaurant du Palais Rougemont.

Le Comité annuel:

Le président: Jean G. Baer.

Le vice-président: G. Dubois.

Le secrétaire: M. Blanc.

DIE ZOOLOGIE AN DER SCHWEIZERISCHEN LANDESAUSSTELLUNG IN ZÜRICH 1939

Bericht erstattet von H. STEINER, *Zürich.*

Die Schweizerische Landesausstellung Zürich 1939 gehört der Vergangenheit an. Unvergesslich lebt jedoch in der Erinnerung aller die einzigartige Manifestation der Eigenart und der Arbeitsleistung unseres Volkes weiter, welche sie machtvoll verkörperte. In einem hochaufstrebenden Pavillon waren unsere Hochschulen und wissenschaftlichen Institute vereinigt um Entwicklung und Stand von Lehre und Forschung in der Schweiz zu zeigen. Die Zoologie nahm im Rahmen dieser Fachgruppe „Hochschulen und wissenschaftliche Forschung" an der nationalen Schau teil. Einer Anregung des Jahrespräsidenten der Schweiz. Zoologischen Gesellschaft folgend, sei hier dieser Bericht über die Zoologie-Abteilung im Hochschul-Pavillon der Landesausstellung veröffentlicht.

Mit Zirkular vom 29. Januar 1938 wurden die Direktoren der Zoologischen Institute der Universitäten Basel, Bern, Freiburg, Genf, Lausanne, Neuenburg, Zürich und der Eidg. Techn. Hochschule Zürich, sowie des Entomologischen Institutes der E.T.H., davon in Kenntnis gesetzt, dass an der Schweiz. Landesausstellung Zürich 1939 in einer grossen Halle eine gemeinsame Ausstellung aller wissenschaftlichen Institute der Schweiz gebildet werden sollte, zu welchem Zwecke ein Fachgruppenkomitee "Hochschulen und wissenschaftliche Forschung" die Organisation übernommen hatte. In diesem Komitee waren alle Hochschulen und alle Fachgebiete vertreten; als Präsident zeichnete Prof. Dr. Rud. FUETER in Zürich. Zugleich erfolgte eine Einladung zu einer gemeinsamen Orientierung aller Fächervertreter auf den 12. Februar 1938 in die Universität Zürich, mit anschliessender Besprechung des Programms jeder einzelnen Abteilung der Gesamt-Fachgruppe „Hochschulen und wissenschaftliche Forschung". An dieser Sitzung, welcher für die Zoologie Vertreter der Zoologischen Institute der Universitäten Bern, Freiburg, Zürich und des Entomologischen Institutes der E.T.H. beiwohnten, während andere ihre Mitwirkung zugesagt hatten, wurde zunächst ein Arbeitsprogramm

durchberaten, das entsprechend den allgemeinen Richtlinien der Landesausstellungs-Leitung die Zusammenfassung der verschiedenen Einzelvorschläge in einen mehr oder weniger geschlossenen und einheitlichen Rahmen vorsah. Es wurde ferner ein Arbeitsausschuss, bestehend aus den Herren F. BALTZER, Bern, J. STROHL, Zürich, und H. STEINER, Zürich, bestimmt.

In der Folge hat dieser Arbeitsausschuss, in welchem J. STROHL den Vorsitz und H. STEINER die Rechnungsführung übernahm, in zahlreichen Zusammenkünften, teils unter sich, teils mit dem für die Fachgruppe „Hochschulen und wissenschaftliche Forschung“ zuständigen Architekten, Jak. Alb. FREYTAG in Zürich, und mit den zur Mitarbeit herangezogenen Graphikern und Fachleuten, ein definitives Ausstellungsprogramm ausgearbeitet. Es wurde auf Grund der von den verschiedenen Instituten und ihren Mitarbeitern eingereichten Einzelvorschläge zusammengestellt, wobei sich erfreulicherweise Forscher aus allen schweizerischen Universitäten und auch noch die Schweizerische Vogelwarte in Sempach angemeldet hatten. Am 19. Mai 1938 konnte dieses Programm dem übergeordneten Fachgruppenkomitee zur Genehmigung eingereicht werden zusammen mit einer approximativen Kostenberechnung, welche einen Betrag von rund Fr. 14.000 vorsah. Schon am 31. Mai 1938 lag die Antwort des F.G.K. „Hochschulen und wissenschaftliche Forschung“ vor, in welchem unser „schönes“ Programm genehmigt und dafür ein Kredit von 12.000 Fr. bewilligt wurde, wozu noch ein Spezialkredit für die von B. PEYER, Zürich, in der Paläontologie vorgeschlagene Rekonstruktion eines Fossils aus der Tessiner Trias kommen sollte. Im Hochschul-Pavillon wurde uns ein Raum von über 70 qm Bodenfläche in zwei nebeneinander liegenden Nischen eingeräumt, mit ca. 5 m hohen Wänden. Damit waren Rahmen und Umfang unserer zoologischen Ausstellung an der Landesausstellung abgesteckt, womit sich der Arbeitsausschuss in Verbindung mit den erwähnten Fachleuten an die Ausarbeitung der Einzelfragen machte. Hier zeigte sich bald, dass im wesentlichen drei Möglichkeiten bestanden, um unser Forschungsgebiet in allgemein verständlicher und wirkungsvoller Weise zur Schau zu bringen: einmal die bildliche Darstellung, wozu die hohen Nischenwände geradezu aufforderten, sodann die Aufstellung von Originalpräparaten und -Urkunden, Modellen und Rekonstruktionen, welche auf, den Wänden entlang errichteten Schautischen und

Vitrinen Platz finden konnten und endlich die Vorführung weiteren Anschauungsmaterials in Projektionsbildern und eventuell Filmen.

So nahm allmählich unser Programm seine definitive Gestalt an. Am 18. September 1938 konnte an alle Aussteller unserer Abteilung in einer besonderen Wegleitung über die Herstellung der Wandbilder, soweit sie für sie in Betracht kam, endgültig Auskunft gegeben werden, ferner die provisorische Zuteilung des Wand- und Tischraumes erfolgen. Obwohl es nicht möglich war, wie ursprünglich vorgesehen, die Darstellung innerhalb einzelner Hauptthemen zu vereinigen, so wurde doch durch eine einheitliche Beschriftung mit Haupt- und Untertiteln und zusammenpassende Farbgebung der Wandbilder darauf geachtet, dass eine harmonische Gesamtwirkung der Schaustellung erzielt wurde. Es erforderte dies eine verständnisvolle Unterordnung der besonderen Wünsche jedes einzelnen Ausstellers unter die Anordnungen, welche zur Wahrung des einheitlichen Gesamtcharakters der Ausstellung getroffen werden mussten. Dies war nicht immer leicht zu erreichen; als jedoch am 6. Mai mit der inzwischen sprichwörtlich gewordenen Pünktlichkeit die Schweizerische Landesausstellung in Zürich ihre Pforten öffnete, da stellte sich auch unsere kleine Spezialschau in einem durchaus erfreulichen Rahmen dar (siehe die beigelegte Abbildung unserer Gesamtschau).

Im einzelnen waren an der zoologischen Schaustellung im Hochschul-Pavillon der Landesausstellung folgende Aussteller beteiligt (die Aufzählung erfolgt in der Reihenfolge, in welcher von rechts nach links die einzelnen Ausstellungsobjekte in den zwei Nischen Platz gefunden hatten):

1. **Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel** (O. Fuhrmann, J. G. Baer et Th. Delachaux).
   Cycle évolutif d'un ver solitaire de l'homme (*Bothriocephalus latus*). Planche murale, préparations et photographies.

2. **Entomologisches Institut der E.T.H. Zürich** (O. Schneider-Orelli).
   Der Maikäferflug nach langjährigen Untersuchungen von W. Braun. Wandbild. Präparate einheimischer und exotischer Verwandter des Maikäfers, anatomische Modelle des Geschlechtsapparates des Maikäfers.

3. **Paläontologische Abteilung des Zool. Museums der Universität Zürich** (B. Peyer).
   Rekonstruktionsmodell des langhalsigen Sauriers *Tanystropheus* aus der Tessiner Trias. Originalplatten, Röntgenphoto-

graphien. Karte und Ansicht der Grabungsstätten im Tessin. (Vergl. Sonderbericht in Eclogae geol. Helvetiae Vol. 32, Nr. 2, 1939).

4. **Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Lausanne** (R. Matthey).
Chromosomes des Reptiles, inexistence de chromosomes sexuels. Aquarelles inédites représentant des mitoses de *Caméléon.*

5. **Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève** (A. Pictet et M[lle] Ant. Ferrero).
Recherches de génétique dans des croisements de Cobayes. Photographies.

6. **Zoologisches Institut der Universität Zürich** (H. Steiner).
Gang einer entwicklungsgeschichtlichen Eigenschaftsanalyse. Phänogenetik der Farbrassen des Wellensittichs. Wandbild und Schaukasten mit Originalexemplaren.

7. **Zoologisches Institut der Universität Freiburg** (J. Kälin).
Demonstrationen (Photographien, Bilder, Präparate, Plattenmodell) zur Pterylose (Befiederung) der Pinguine.

8. **Laboratoire de Zoologie de l'Université de Lausanne** (P. Bovey).
La génétique et la distribution géographique en Suisse des différentes races du Papillon *Zygaena.* Planche murale.
Cadres de papillons démontrant les croisements entre les principales formes de *Zygaena.*

9. **Naturhistorisches Museum Basel** (Ed. Handschin).
Biologische Bekämpfung tierischer Schädlinge. Die Büffelfliege *Lyperosia* und ihre Parasiten *Spalangia.* Wandbild. Photomaterial und Insektencadres (genetische Untersuchung von *Spalangia*).

10. **Schweizerische Vogelwarte Sempach** (A. Schifferli).
Forschungsziele und Arbeitsmethoden der Vogelwarte. Wandbild.
Photographien, Beringungsmaterial, Rückmeldekarten, Originalbriefe und Ringe. Vogelzug und Vogelpflege.

11. **Zoologische Anstalt der Universität Basel** (A. Portmann).
Brutbiologie: Entwicklung und Wachstum bei Vögeln. Das über-individuelle Gefüge von Elternvogel und Jungvogel beim Nestflüchter und Nesthocker. Wandbild. Photos, Zeichnungen und graphische Darstellung der Körpergewichtszunahmen von Jungvögeln.

12. **Zoologische Anstalt der Universität Basel** (H. Hediger).
Schematische Darstellung der Tier-Mensch-Beziehung: Flucht-Reaktion im Freileben und in Gefangenschaft. Wandbild.

13. **Station de Zoologie expérimentale, Universités de Genève et de Lausanne** (M[lle] K. Ponse et J. de Beaumont).
Sexualité des Batraciens. Renversement expérimental du sexe chez le Triton et le Crapaud (féminisation fonctionnelle des mâles après castration). Préparations et photographies.

14. **Zoologisches Institut der Universität Bern** (F. Baltzer).
Arbeitsweise des Entwicklungsforschers. Vererbung und Entwicklung bei Molch-Bastarden. Natürliche und künstliche Besamung; normale und Fehlentwicklung. Wandbild.
Schaukasten mit Demonstration der Normal-Entwicklung des Axolotls vom Ei bis zur jungen Larve.

15. **Zoologisches Institut der Universität Bern** (F. E. Lehmann).
Chemische Beeinflussung der Entwicklung. Ausfall der Augenlinse bei Froschlarven. Wandbild. Im Schaukasten Demonstration der Normal-Entwicklung des Frosches.

16. **Zoologisches Institut der Universität Bern** (E. Hadorn).
Hormonale Beeinflussung der Insektenmetamorphose. Transplantations- und Schnürungsversuche an der Taufliege *Drosophila*. Wandbild.
Im Schaukasten Demonstration von Eiern, Larven und Imagines der *Drosophila*.

17. **Zoologische Anstalt der Universität Basel** (R. Geigy).
Experimentelle Metamorphose-Forschung. Transplantations-Versuche an Froschkeimen; Ultraviolett-Bestrahlungen an *Drosophila*-Eiern (Induktion imaginaler Defekte). Wandbild.

18. **Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève** (M[lle] K. Ponse et E. Guyénot).
Hypophyse et thyroïde. Effets de l'hormone thyréotrope (Basedow expérimental) et du sérum antithyréotrope. Dessins et photographies.

Hierzu kamen folgende Darstellungen vermittelst eines kinematographischen Apparates und eines Projektions-Automaten, welche nacheinander (der Kino-Apparat in der ersten Hälfte der Ausstellungsdauer, der Projektions-Automat in der zweiten Hälfte) in der ersten Nische aufgestellt waren und die Projektionsbilder auf einer ca. ½ qm grossen Mattscheibe zur Anschauung brachten:

19. **Zoologisches Institut der E.T.H. Zürich** (J. Seiler).
Vorführung eines Filmes über das Verhalten jungfräulich und geschlechtlich sich fortpflanzender Schmetterlinge (bisexuelle und parthenogenetische *Solenobia triquetrella*). Vorführung vom 6. Mai bis 31. Juli.

20. **Gemeinsame Vorführung von Diapositiven im Projektions-Automaten** vom 1. August bis 29. Oktober. Daran waren beteiligt:
Zoologisches Institut der Universität Bern: 1. Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia viridis* (F. Baltzer); 2. Früh-Entwicklung der Eier eines einheimischen Süsswasserwurmes, *Tubifex* (F. E. Lehmann); 3. Bewegungsstereotypien bei Tieren in Gefangenschaft (Frl. M. Holzapfel).

Zoologisches Institut der E.T.H.: Geschlechtliche und parthenogenetische Fortpflanzung bei *Solenobia triquetrella* (J. Seiler).

Zool.-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich: 1. Die Frühentwicklung des Flusskrebses; superficielle Eifurchung (H. Zehnder); 2. Anatomie eines einheimischen Süsswasseregels, *Protoclepsis tesselata* (H. Hotz); 3. Geschlechtsverhältnisse bei den marinen, festsitzenden Brachiopoden (E. Senn).

Bis Anfangs September (allgemeine Mobilmachung) fanden unter der Mitwirkung der Dozenten und der Studierenden höherer Semester des Zoologischen Institutes der Universität Zürich wöchentliche Führungen durch die Zoologie-Abteilung der Landesausstellung statt, welche bei den Besuchern grossem Interesse begegneten.

Vielleicht sind hier noch einige Angaben über die Kosten unserer Ausstellung am Platze. Die Inneneinrichtung der beiden Nischen, welche von uns vollständig bestritten werden musste (Bodenbeläge, Wandbespannung, Schautische, Vitrinen, Fenstergläser, Malerarbeiten), stellte sich auf rund Fr. 3.300, die Herstellung der Wandbilder kostete Fr. 4.600, jene der Beschriftung, Etiketten, dekorativen Tiere Fr. 1.000. Die Paläontologie erhielt einen Spezialkredit von Fr. 1.500; an die Anschaffungskosten des Kino-Apparates konnte ein Beitrag von Fr. 500 geleistet werden, während die Miete des Projektions-Automaten allein sich auf über Fr. 800 stellte, wozu noch ein Beitrag von Fr. 300 an die Herstellungskosten der Diapositive kam. Demgegenüber waren die Auslagen für Montage und Demontage (Fr. 230), Transporte (Fr. 90) und allgemeine Auslagen (Fr. 135) sehr bescheiden. Alles in allem schloss unsere Abrechnung noch mit einem kleinen Überschusse ab, der in Form eines Kostenbeitrages an die Veröffentlichung dieses Berichtes der *Revue suisse de Zoologie* zugewendet werden konnte.

Damit möge diese Berichterstattung über die Zoologie-Abteilung im Hochschulpavillon der Landesausstellung abgeschlossen werden, jedoch nicht ohne allen, welche in irgend einer Form an ihrer Verwirklichung und endgültigen Ausgestaltung mitbeteiligt gewesen sind, den herzlichsten Dank für ihre Mitarbeit ausgesprochen zu haben.



Die Zoologie-Abteilung im Hochschul-Pavillon der Schweizerischen Landesausstellung Zürich 1939.
(Photo H. Meiner, Zurich)

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

9 mars 1940

Président d'honneur :

*PENARD, Eugène, D^r ès Sc., rue Töpffer, 3, Genève.

A. Membre à vie :

*NAEF, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires :

*ALTHERR, E., D^r, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
ANDRÉ, E., Prof. D^r, rue Samuel-Constant, 4, Genève.
*BADER, C., cand. phil., Käferholzstrasse 78, Basel.
BAER, J. G., Prof. D^r, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
BALTZER, F., Prof. D^r, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
BARBEY, Aug., D^r, Expert-Forestier, Montcherand s/Orbe (Vaud).
BÄSCHLIN, C., D^r, Seminarlehrer, Aarau.
*BAUDIN, L., D^r, chemin de la Rosière, Lausanne.
BAUMANN, F., Prof. D^r, Naturhist. Museum, Bern.
BAUMEISTER, L., D^r, St. Gallerring 87, Basel.
BEAUMONT (de), J., Prof. D^r, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne.
*BEYER, R., Frl. D^r, Landwirtsch. anatom.-physiol. Institut, E.T.H., Zürich.
*BISCHLER, V., Mlle, D^r, Avenue de Champel, 19 *a*, Genève.
BLANC, M., lic. sc., Pierre qui roule, 9, Neuchâtel.
BLOCH, J., Prof. D^r, Burgunderstrasse 331, Solothurn.
BLOCH-WEIL, S., Frau D^r, Steinenring 19, Basel.
BLOME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
BLUNTSCHLI, H., Prof., Universität, Bern.
*BÖSIGER, E., cand. phil., Hardstrasse 95, Basel.
*BOVET, D., Institut Pasteur, Paris.
BOVEY, P., D^r, Entomologiste stat. féd. essais vit., Lausanne.
*BROCHER, J.-E.-W., D^r, place Claparède 5, Genève.
BÜCHI, Otmar, D^r, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 52, Fribourg.

Burckhardt, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.
Carl, J., Dr, Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Cluj (Roumanie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).
*Coninx-Girardet, B., Frau Dr, Heuelstrasse 32, Zürich.
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Blumenstrasse 12, München 55 (Bayern).
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, St-Nicolas 6, Neuchâtel.
Dohrn, R., Prof. Dr, Via Crispi 92, Naples (Italie).
*Dottrens, E., lic. sc., quai Ecole de Médecine, 6, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Bourg-de-Four 29, Genève.
Dubois, G., Dr, avenue Rousseau 5, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Universität, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Engel, A., Champ-fleuri, avenue de Cour, Lausanne.
Erhard, H., Prof. Dr, Zoolog. Institut, Luisenstr. 14, München.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, Imp. Institut of Entomol., British Museum, Cromwell Road, London S.W.7.
Forcart, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*Frei-Goessler, Frau Dr, Im Sesselacker 69, Basel.
Fuhrmann, O., Prof. Dr, Université, Neuchâtel.
*Gasche, P., Dr, Zool. Inst., Universität, Basel.
Geigy, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
Gerber, A., cand. phil., Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin a. d. Töchterschule, Holbeinstr. 54, Basel.
*Gisin, H., cand. phil., Zool. Institut, Universität, Basel.
*Güntert, H., Dr, Institut Zoologique, Université, Fribourg.
Guyénot, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Haberbosch, P., Dr, Bezirkslehrer, Gstühl 9, Baden.
Hadorn, E., Prof. Dr phil., Zool. Inst. Universität, Zürich.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau Dr, Chur.
Handschin, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.
Hediger, H., Dr phil., Tierpark Dählhölzli, Bern.
Hescheler, K., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Zürich.
*Hofmann, Felix, Direktor des Zool. Gartens, Allmend Fluntern, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
Holzapfel, M. Frl. Dr, Muri, Bern.
*Huber, O., Dr, Hoheletten 20, Basel.
*Hübscher, H., Neuhausen (Schaffhausen).

Hürzeler, J., D^r^, Naturhist. Museum, Basel.
*Jaquerod-Rivier, O., Dr Mme, Hauterive (Neuchâtel).
Kaelin, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., Dr, Zoolog. Institut, Basel.
Knopfli, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich.
Küenzi, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
Küpfer, Max, Prof. Dr, Klausstrasse 20, Zürich 8.
Lebedinsky, N. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Albertstrasse 10, Université, Riga (Latvija).
Lehmann, F. E., Dr, Willadingweg 32, Bern.
Lessert (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
Linder, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
Lüscher, M., cand. phil., Zool. Anst. Universität, Basel.
Lutz, H., cand. phil., Zool. Inst, Universität, Zurich.
Matthey, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Mermod, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Mettetal, G., lic. ès sc., Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Michel, F., Dr, Thun.
Mislin, H., Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Morgenthaler, O., Dr, Bern-Liebefeld.
Müller, R., Dr, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
Murisier, P., Dr, Lab. de Zool. de l'Université, Lausanne.
Nadig, A., Dr jur., Haldenhof, Chur.
Nadig, Ad., cand. phil., Splügenstrasse 10, Chur.
Naef, A., Prof., Dr, rue Pasteur 8, Héliopolis (Egypte).
Neeracher, F., Dr, Florastrasse 6, Basel.
*Neeser, J., Mlle, station de zoologie expériment. Univ., route de Malagnou, 154, Genève.
*Noll, H., Dr, Paradiesenhofstrasse 103, Basel.
*Nowinski, W., Dr. phil., Institute of Biochemistry, University Cambridge (England).
*Nüesch, H., cand. rer. nat., Zool. Institut der landwirtsch. Abt. der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.
*Ochsé, W., cand. phil., Zoolog. Anst. Universität, Basel.
*Perret, E., Dr, Le Crêt-du-Locle, 35, La Chaux-de-Fonds.
*Perrot, J.-L., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Perrot, M., Dr, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
Pictet, Arnold, Dr, route de Lausanne 102, Genève.
*Plattner, W., lic. ès sc., Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.

*Ponse, Kitty, Mlle, Dr, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.

Popoff, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.

*Porte, O., Mlle, Institut de Zoologie, route de Malagnou, Genève, 154.

Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Basel.

*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).

Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.

*Reinhardt, H., cand. phil., Oeristeig 1, Zürich.

Revilliod, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

Robert, Henri, Prof. Dr, Fleurier (Neuchâtel).

*Roche (de), V., cand. phil., Claraweg 6, Bern.

Rosin, S., cand. phil., Zool. Institut Universität, Bern.

*Sandreuter, Frl. H., cand. phil. Aeschenstrasse 20, Basel.

Sarasin, Fritz, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.

Schäppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.

Schaub, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.

Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.

Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.

Schmelz, O., médecin-dentiste, rue du Bassin, Neuchâtel.

*Schmid, H., Dr. med., Münchenbuchsee, Bern.

Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.

Schneider-Orelli, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich.

Schopfer, W. H., Prof. Dr., Jubiläumstr. 57, Bern.

Schotté, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).

*Schreyer, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.

*Seiler-Neuenschwander, J., Prof., Dr, Landwirtsch. anatom.-physiol. Institut, E.T.H., Zürich.

Stehlin, H. G., Dr, Naturhist. Museum, Basel.

Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.

Steiner, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)

Steiner, H., Prof. Dr, Ankenweid 31, Leimbach/Zürich.

Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.

Stohler, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)

*Stoll, Eva, Frl., cand. phil., Blümlisalpstr. 19, Zürich 7.

Strohl, J., Prof., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.

*Sutter, E., cand. phil., Lenzgasse 6, Basel.

*Szepsenwol, Dr J., Istituto di Anatomia, Univ., Calle Cangallo 2447, Buenos Aires, Rep. Argentina.

Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.

*Töndury, G., Dr Priv.-Doz., Anatomisches Institut, Universität, Gloriastrasse 19, Zürich.

*Ulrich, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).

Vallette, M., Mlle, Dr, boulevard de la Tour, 14, Genève.

Vonwiller, P., D^r, route de Chêne, 45, Genève.
Walter, Ch., D^r, Lehrer, Wenkenhaldenweg 5, Riehen/Basel.
Weber, H., D^r, Signalstrasse 47, Rorschach.
Weber, Maurice, D^r, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
Welti, E., Mme, D^r, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
*Wendnagel, A., Direktor des Zoolog. Gartens, Basel.
Werder, O., D^r, Tannenstrasse 13, St. Gallen C.
Wettstein, E., Prof. D^r, Hadlaubstrasse 51, Zürich 6.
*Weyrauch, W., D^r, Wilhelminstr. 49, Wiesbaden.
*Wiesmann, R., D^r, Versuchsanst. für Obst- und Weinbau, Wädenswil.
Wildhaber, M., pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
Zehntner, L., D^r, Reigoldswil (Baselland).
*Zinkernagel, R., D^r, Sieglinweg 12, Riehen (Basel).
*Zurbuchen, K., Frl., cand. phil., Muristr. 72, Bern.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr Roger de Lessert, Buchillon, Vaud.

Tome 47. Fascicule 1 (Nos 1 et 2) Février 1940.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1940

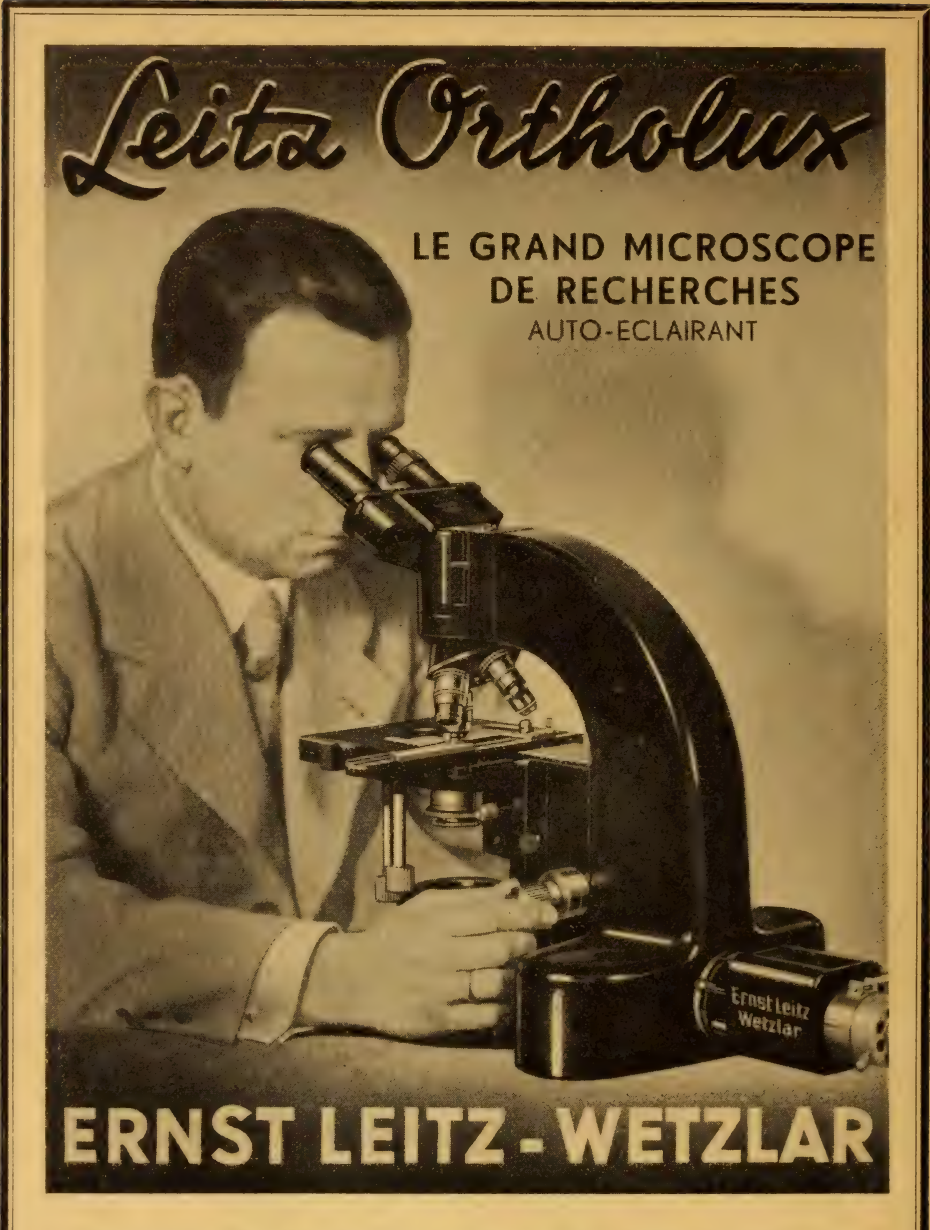
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 47. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie,* Muséum d'Histoire naturelle, Genève



Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 47. Fascicule 2 (Nos 3 à 14) Mai 1940.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue à Neuchâtel, les 9 et 10 mars 1940

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1940

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 47. En cours de publication.

Pages

(Voir suite page 3 de la couverture.)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève



Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 47. Fascicule 3 (Nos 15 à 18) Août 1940.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1940

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 47. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture.)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

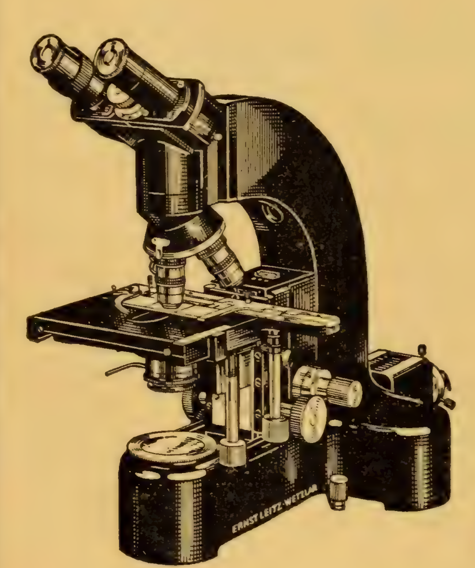


Microscopes

de tous genres, monoculaires et binoculaires

Accessoires pour la microscopie

(Condensateurs à fond noir. Platines chauffantes. Chambres claires.)



Microtomes

Loupes binoculaires

Ultropak

appareil pour la microscopie
« in vivo et in situ »

Appareil
microphotographique

EPIDIASCOPE
LEICA

l'appareil photographique universel

ERNST LEITZ
WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 47. Fascicule 4 (Nos 19 à 21) Décembre 1940.

59.56(494)

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL

Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT

Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1940

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 47. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture.)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

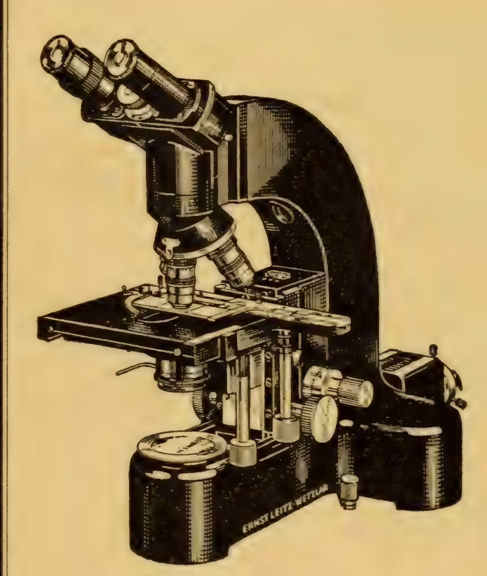


Microscopes

de tous genres, monoculaires et binoculaires

Accessoires pour la microscopie

(Condensateurs à fond noir. Platines chauffantes. Chambres claires.)



Microtomes

Loupes binoculaires

Ultropak

appareil pour la microscopie
« in vivo et in situ »

Appareil
microphotographique

EPIDIASCOPE
LEICA

l'appareil photographique universel

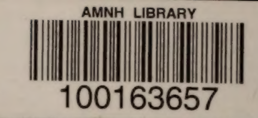
ERNST LEITZ
WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND


Revue
Tome
DEC
JUN


AMNH LIBRARY
100163657